



Издатель

ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»
Российская Федерация, г.Петрозаводск, пр.Ленина,33

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

№ 4 (54). Декабрь, 2024

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Э. В. Ивантер
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов
Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. М. Макаров

Редакционная коллегия

Т. О. Волкова
Е. П. Иешко
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
J. P. Kurhinen
А. Ю. Мейгал
J. B. Jakovlev
B. Krasnov
A. Gugotek
В. К. Шитиков
В. Н. Якимов

Службы поддержки

А. Г. Марахтанов
Е. В. Голубев
С. Л. Смирнова
Н. Д. Чернышева
М. Л. Киреева

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г.Петрозаводск, пр. Ленина, 33. Каб. 453

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>



<http://ecopri.ru><http://petsu.ru>

Содержание № 4. 2024

От редакции

Итак, продолжим 3

Оригинальные исследования

- Елькина Н. А.,
Сонина А. В. *Палинологический анализ *Tripolium rapponicum* (Jacq.) Dobrosz. на литорали побережья Белого моря* 4 – 16
- Загурская Ю. В.,
Уфимцев В. И. *Влияние фитомассы конкурирующих растений на плодоношение *Poa pratensis* (Poaceae)* 17 – 25
- Ивантер Э. В. *Экологическая структура и динамика населения мелких млекопитающих Карельского Приладожья* 26 – 37
- Неведров Н. П.,
Протасова М. В. *Экологическая оценка краткосрочной динамики и пространственной изменчивости пулов и потоков углерода в условиях экосистем поймы реки Сейм (на примере Курской области)* 38 – 47
- Сярки М. Т. *Подходы и методы исследования сезонной динамики зоопланктона крупного озера* 48 – 58

Методы экологических исследований

- Коросов А. В. *Смысл и применимость ядерных методов в экологических исследованиях* 59 – 90

Мнения

- Еськов В. М.,
Газя Г. В.,
Филатова О. Е. *Выполняется ли принцип эмерджентности в экологии?* 91 – 98

Вести

- Розенберг Г. С. *Памяти Владимира Кирилловича Шитикова (10.08.1946 – 19.12.2023)* 99 – 101



Выпуск № 4

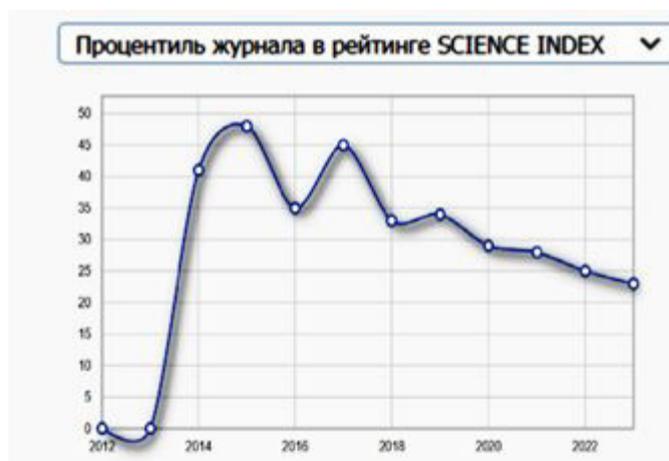
От редакции

ИТАК, ПРОДОЛЖИМ

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

В текущем 2024 г. содержание наших выпусков обеспечивали авторы из разных городов России (Белгород, Грозный, Дубна, Ижевск, Иркутск, Кемерово, Киров, Кострома, Красноярск, Курск, Москва, Нижний Новгород, Омск, Петрозаводск, Санкт-Петербург, Сургут, Сыктывкар, Тольятти, Томск, Тюмень).

Благодаря им мы остаемся в Перечне ВАК (К2), № 1767, а наш Рейтинг в РИНЦ потихоньку растет, с 2023 г. мы вошли в первый квартиль РИНЦ по биологии.



В этом движении мы опираемся на помощь рецензентов из разных городов Евразии; в этом списке: Апатиты, Архангельск, Барнаул, Екатеринбург, Казань, Краснодар, Красноярск, Махачкала, Москва, Мурманск, Новосибирск, Обнинск, Оренбург, п. Борок, п. Брыкин Бор, п/о Жилина, Пенза, Пермь, Петрозаводск, Санкт-Петербург, Сыктывкар, Улан-Удэ, Уфа, Якутск, Bergen.

Мы искренне признательны нашим рецензентам за огромную помощь, которую они оказывают нам и российской экологической науке. В этом году в обсуждении и оценке рукописей приняли участие 63 специалиста (не считая членов редколлегии нашего журнала); в их числе: Аксёнова О.В., Антипина Г.С., Баранова О.Ю., Барышев И.А., Безматерных В.В., Безматерных Д.М., Бородулина Г.С., Быков А.Д., Вандыш О.И., Василевская Н.В., Вершинин В.Л., Винокурова Г.В., Воякина Е.Ю., Гарипов Т.Т., Горбач В.В., Данилов Р.Ю., Доронин И.В., Евграфова И.М., Ефимов В.М., Ефлов В. Б., Ефлов В.Б., Жданова С.М., Зарубина Е.Ю., Зобков М.Б., Иванова Н.С., Иванчева Е.Ю., Казакова Е.А., Колесникова А.А., Кононова О.Н., Коросов А.А., Кремнева О.Ю., Крылов А.В., Кулагина В.И., Курашов Е.А., Леоничева Е.В., Лубянова А.Р., Лукьянова Л.Е., Мазанаева Л.Ф., Макаева А.Р., Макаров А.М., Макаров В.Н., Маркарова М.Ю., Марковская Е.Ф., Мильхеев Е.Ю., Митракова Н. ., Митрофанова Е.Ю., Михайлов В.В., Осипов А.Ф., Павлейчик В.М., Патова Е.Н., Петров К.М., Полева А.О., Пузаченко А.Ю., Равкин Ю.С., Рожнов В.В., Стойко Т.Г., Сярки М.Т., Тазина С.В., Теканова Е.В., Терехова Е.Н., Трофимов А.Г., Черлин В.А., Шулепина С. П.

Поздравляем всех читателей, авторов и рецензентов с Новым годом!

Будем оптимистично ждать от авторов больше статей – интересных и разных.

*С неизменной готовностью к сотрудничеству,
редколлегия электронного журнала «Принципы экологии»*



УДК УДК 58.02

ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ *TRIPOLIUM PANNONICUM* (JACQ.) DOBROSZ. НА ЛИТОРАЛИ ПОБЕРЕЖЬЯ БЕЛОГО МОРЯ

ЕЛЬКИНА

Надежда Александровна

кандидат биологических наук, Петрозаводский государственный университет, 185910, Россия, Петрозаводск, пр. Ленина, 33, z_nat2003@mail.ru

СОНИНА

Анжелла Валерьевна

доктор биологических наук, Петрозаводский государственный университет, 185910, Россия, Республика Карелия, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33, angella_sonina@mail.ru

Ключевые слова:

Tripolium pannonicum
пыльца
тератоморфы
литораль Белого моря

Аннотация: Объект настоящего исследования – *Tripolium pannonicum*, галофит, произрастающий на западном побережье Белого моря в окрестностях пос. Кереть (Керетская губа) и пос. Растьнаволоок (Онежская губа). Обобщены данные палинологических исследований за период 2014–2020 гг. Высокая степень адаптированности этого растения к условиям морских побережий делает его удобным объектом для изучения механизмов солеустойчивости, а также для палинологических исследований, как наиболее информативных о жизнеспособности популяции. Цель работы – изучение состояния пыльцы у растений *T. pannonicum* в разных условиях затопления на литорали. Исследование выполнено на побережье Белого моря вдоль трансект на пробных площадях в естественных границах растительности в нижней, средней, верхней литорали и на супралиторали. Всего заложено три трансекты протяженностью до 150 м. Проанализировано не менее 16000 пыльцевых зерен у 40 особей *T. pannonicum* на 11 пробных площадях. Качество пыльцы оценивали стандартным ацетокарминовым методом. В пробах пыльцы выявлены как нормально сформированные зерна, так и дефектные, которые объединены в семь групп. Самые низкие показатели нормально сформированной пыльцы отмечены в условиях верхней литорали Керети – 82.9 ± 3.4 % и Растьнаволока – 86.6 ± 4.3 %, а также на нижней литорали и супралиторали в Керети (77.0 ± 4.3 % и 82.7 ± 6.1 % соответственно). В ходе исследования установлено, что в средней части литорали складываются оптимальные условия для развития популяции *T. pannonicum*. Больше разнообразие аномальной пыльцы, отмеченное в окрестностях пос. Растьнаволоок, в отличие от Керети и отсутствие значимых различий по содержанию нормально сформированной пыльцы и в Растьнаволоке, и в Керети позволяют рассматривать диапазон тератоморфной пыльцы 10–30 % как ответную реакцию вида в условиях литорали. Количество нормально сформированной пыльцы достаточное, чтобы обеспечить популяции нормальное существование за счет семенного размножения растений.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Е. Ф. Марковская

Рецензент: Н. В. Василевская

Получена: 29 октября 2024 года

Подписана к печати: 23 декабря 2024 года

Введение

Состояние прибрежных экосистем арктических морей находится в центре внимания ученых в связи с активным освоением арктических территорий (Olsen, 2003; Андреева и др., 2008 и др.). Большое экологическое значение в условиях изменения климата и антропогенного воздействия для стабильного развития разных биотических компонентов и систем побережий Арктики играют марши – аккумулятивные ландшафты береговой зоны с отложениями в результате приливных нагонов илистого или песчаного материала с галофитной растительностью (Голуб, Соколов, 1998). Маршевая растительность отличается рядом специфических черт в силу того, что занимает низменные береговые участки суши и заливается соленой водой во время прилива.

Белое море является частью Северного Ледовитого океана. По геоморфологии оно относится к окраинным шельфовым, внутренним континентальным водоемам. Для побережья Белого моря характерен переходный климат от субарктического морского к умеренному континентальному с продолжительной, холодной зимой (средняя температура февраля -10.5°C) и коротким, прохладным летом (средняя температура июля 13.2°C). Белое море на 5–6 месяцев покрывается льдом. Безморозный период длится 121 день. Годовое количество осадков ≈ 600 мм (Назарова, 2022).

Одним из типичных маршевых растений побережья Белого моря является галофит – астра солончаковая – *Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobroc. (Марковская и др., 2010). Вид выделяется среди других галофитов широким спектром ответных реакций на увеличение солености, тогда как другие виды могут погибнуть от солевого стресса (Нагалецкий, 2001). Для *T. pannonicum* отмечено снижение интенсивности фотосинтеза при высоких значениях солености, что частично связано с ограничением работы устьиц в период полного заливания растений соленой водой (Бурковская, 2008). Показана отрицательная связь между уровнем воды, относительным временем нахождения под водой и количеством закрытых соцветий у этого галофита. То есть, чем продолжительнее затопление, тем больше открытых соцветий, что, как поясняют авторы, связано с опылением под водой – гидрофилией (Марковская и др., 2015). Высокая степень адаптированно-

сти *T. pannonicum* к условиям произрастания на морских побережьях делает его удобным объектом не только для изучения механизмов солеустойчивости (Марковская и др., 2010; Макаров и др., 2012), но и объектом для палинологических исследований, как наиболее информативных о жизнеспособности популяции.

Целью исследования являлось изучение состояния пыльцы у растений *T. pannonicum* в пределах западного побережья Белого моря в разных условиях затопления на литорали.

Материалы

Tripolium pannonicum из сем. *Asteraceae* (*Compositae*) – двулетнее травянистое растение высотой 15–80 см. Стебель полый, бороздчатый, прямостоячий, ветвистый, часто раскидистый; листья более или менее мясистые, ланцетовидные. Корзинки многочисленные, диаметром 10–15 мм, образуют густое метельчато-щитковидное соцветие (рис. 1). Обертка двухрядная, листочки обертки продолговатые. Краевые цветки – ложноязычковые, венчик краевых цветков обычно голубой, иногда розоватый, реже беловатый, до 15–18 мм длиной, 1–1.5 (2) мм шириной; трубчатые цветки диска желтые; семянки большей частью голые, 1.5–2 мм длиной. Цветет в июне – августе (Марковская и др., 2010). Произрастает по берегам рек, впадающих в Белое море в зоне ежедневного заливания морскими водами на глинистых, нередко заиленных, опесчаненных или каменистых осушках. Предпочитает илистые осушки в устьях всех рек, является пионерным видом при их зарастании. Растение гидрофильное. Бореальный, евро-азиатский вид, типичен для побережий стран Западной Европы и Великобритании, европейской Арктики, встречается в Японии, Корее, Китае; на территории России – в европейской части, в Западной Сибири, Восточной Сибири, на Дальнем Востоке (Королук, 2022).

Пыльцевые зерна у астры солончаковой сфероидальной формы, чуть сплюснутые с полюсов, трехбороздноапертурные. В очертании с полюса трехлопастные. Средний диаметр пыльцевого зерна до 30 мкм. Борозды длинные, глубокопогруженные. Поры округлые. Экзина толстая, с крупношиповатой скульптурой. Шипы в основании конические, к верхушке заостренные (Punt, Hoen, 2009).



Рис. 1. *Tripolium pannonicum* (фото Н. А. Елькиной, Растьнаволо́к, 2020 г.)

Fig. 1. *Tripolium pannonicum* (photo by N. A. Elkina, Rastrynavolok, 2020)

Исследование проводилось в пределах западного побережья Белого моря на территории Республики Карелия: в Керетской губе, окрестности с. Кереть Лоухского административного района (66°16' с.ш., 33°33' в.д.); в Онежской губе, окрестности пос. Растьнаволо́к (64°22' с.ш., 35°93' в.д.) Беломорского района (рис. 2). В работе обобщены данные за 6-летний период исследования, с 2014 по 2020 г.

На побережье вдоль трансект от линии уреза воды во время отлива до коренного

берега были заложены пробные площадки в трех зонах литорали – нижней (НЛ), средней (СЛ), верхней (ВЛ) и на супралиторали (СуЛ) в естественных границах растительности. В зависимости от типа берега длина трансект составляла от 52 до 150 м (всего в двух районах исследования заложено 3 трансекты: в Керети – 2, в Растьнаволо́ке – 1). В пределах пробных площадок выполнены геоботанические описания растительного покрова (табл. 1).



Рис. 2. Карта района исследования
Fig. 2. Map of the research area

Методы

На каждой пробной площадке были собраны соцветия с трех – четырех растущих рядом растений *T. pannonicum* и зафиксированы в 70 % спирте, формируя образец данной площадки. Изучение морфологических характеристик пыльцевых зерен проведено на кафедре ботаники и физиологии растений Института биологии, экологии и агротехнологий ПетрГУ.

Оценка качества пыльцы выполнена стандартным ацетокарминовым методом (Паушева, 1980). Для приготовления ацетокармина 1 г красителя растворяли в 45 мл подогретой уксусной кислоты, добавляли

55 мл дистиллированной воды и кипятили на водяной бане в колбе с обратным холодильником в течение 1–3 часов. Краситель фильтровали горячим и хранили в посуде с притертой пробкой (Паушева, 1980). Данный метод позволяет определить и описать морфологическую структуру нормально развитых пыльцевых зерен, а также различных тератоморф. Нормально развитыми принято считать пыльцевые зерна, вегетативная клетка которых равномерно окрашена в карминово-красный цвет, с зернистой цитоплазмой, имеет вегетативное ядро и генеративную клетку с двумя спермиями. К тератоморфной (уродливой, не типичной) относят пыльцу с измененной морфологией

Таблица 1. Характеристика местообитаний растений *Tripolium pannonicum* на побережье Белого моря

Район исследования	Общая характеристика	Грунт	Растительность
Керетская губа			
Окрестности пос. Кереть	Эстуарий реки Кереть; средняя величина приливов – 2.0 м, соленость – 14–18 ‰	Нижняя литораль – илистый грунт, средняя и верхняя литораль – сто-каменистый, литораль – глинисто-песчаный и каменисто-песчаный грунты	Доминирующие виды на литорали: <i>Tripolium pannonicum</i> , <i>Triglochin maritima</i> , <i>Plantago maritima</i> , отмечено присутствие <i>Agrostis straminea</i> , <i>Glaux maritima</i> , <i>Juncus atrofuscus</i>
Онежская губа			
Окрестности пос. Растьнаволоок	Эстуарная зона небольшого ручья шириной 180 м; средняя величина приливов – 2.0 м, соленость – 11–22 ‰	Нижняя литораль – песчано-каменистый грунт, средняя литораль – илисто-песчано-каменистый, верхняя литораль – илисто-каменистый грунты	На литорали доминируют виды <i>T. maritima</i> , <i>P. Maritima</i> , содоминантами выступают <i>Ruppia maritima</i> и <i>T. pannonicum</i> , отмечаются <i>Carex mackenziei</i> , <i>Glaux maritima</i>

(размеры, форма пыльцевых зерен, количество и тип апертур и пр.). Часто цитоплазма вегетативной клетки отходит от оболочки пыльцевого зерна и находится на разных стадиях деструкции. Пыльцевое зерно без содержимого оценивается как стерильное (Дзюба, 2007).

Для приготовления микропрепаратов из нескольких фиксированных соцветий с одной пробной площадки извлекали пыльники и помещали на предметное стекло в каплю ацетокармина, а затем механически разрушали их. Лишние ткани пыльника удаляли, препарат нагревали над спиртовкой до высыхания. Полученный препарат изучали при помощи светового микроскопа Carl Zeiss Primo Star при увеличении 400х. Для каждой пробной площади было исследовано не менее 500 пыльцевых зерен растения в трех повторностях.

Варьирование количества нормально сформированной пыльцы в пробах с разных зон литорали оценивали с помощью коэффициента вариации (CV). Уровни варьирования приняты по Г. Н. Зайцеву (1991): CV > 20 % – высокий, CV...11–20 % – средний, CV < 10 % – низкий.

Результаты

Цветущие растения астры солончаковой были обнаружены в зонах нижней, средней и верхней литорали окрестностей пос. Кереть и Растьнаволоок, а в окрестностях пос. Кереть растения произрастали и на супрали-торали.

В результате палинологического анализа во всех пробах зафиксированы пыльцевые зерна с нормальной морфологией и с различными дефектами развития (табл. 2). Типичные пыльцевые зерна соответствовали описаниям в литературе (Punt, Hoen, 2009) (рис. 3) и преобладали в пробах и окрестностей пос. Кереть, и пос. Растьнаволоок с незначительным уровнем варьирования в пределах литорали (CV не более 7 %) (см. табл. 2).

Все аномальные пыльцевые зерна были объединены в семь морфотипов: с измененной формой, без элементов структуры экзины, смятые пыльцевые зерна, карликовые, гигантские, с комковатой цитоплазмой и стерильные. У растений с побережья окрестностей пос. Растьнаволоок зафиксирована пыльца шести патологических морфотипов, а в окрестностях пос. Кереть – трех. И в Керети, и в Растьнаволоке встречается общая тератоморфа – пыльцевое зерно с нарушениями скульптуры экзины, а также стерильная пыльца.

Наиболее часто (10.8–19.6 %) стерильная пыльца (рис. 4) обнаруживается на литорали в пос. Кереть: экзина развита правильно, пыльцевые зерна нормального размера, но слабо окрашиваются или не окрашиваются кармином. В окрестностях пос. Растьнаволоок стерильная пыльца встречается существенно реже (0.5–3.0 %). Максимальное содержание такой пыльцы и в Керети, и в Растьнаволоке выявлено в пробах для зоны нижней литорали, а в зоне средней литорали – минимальное (см. табл. 2).

Таблица 2. Качество пыльцы астры солончаковой на исследованных участках

Зона побережья	Варианты морфологического строения пыльцы (морфотипы):								
	морфологическая норма $M \pm S$ (%)	CV, %	измененная форма $M \pm S$ (%)	без элементов скульптуры экины $M \pm S$ (%)	смятые $M \pm S$ (%)	карликовая $M \pm S$ (%)	гигантская $M \pm S$ (%)	комковатая ЦП $M \pm S$ (%)	стерильная $M \pm S$ (%)
Кереть									
НЛ	77.0 ± 4.3	5	-	1.5 ± 0.9	-	-	-	1.8 ± 0.6	19.6 ± 3.5
СЛ	86.3 ± 3.1	4	-	1.7 ± 1.0	-	-	-	1.7 ± 1.0	10.8 ± 2.8
ВЛ	82.9 ± 3.4	4	-	2.0 ± 0.8	-	-	-	1.9 ± 0.9	12.7 ± 2.7
СуЛ	81.7 ± 1.3	2	-	1.5 ± 0.5	-	-	-	1.0 ± 0.7	15.9 ± 1.4
Растьनावолок									
НЛ	82.7 ± 6.1	7	1.9 ± 1.0	0.9 ± 0.7	0.9 ± 0.5	9.8 ± 3.4	0.7 ± 0.4	-	3.0 ± 0.4
СЛ	89.7 ± 1.2	1	3.2 ± 0.4	0.7 ± 0.2	0.5 ± 0.2	3.6 ± 1.7	0.7 ± 0.2	-	0.5 ± 0.5
ВЛ	86.6 ± 4.3	5	1.4 ± 0.4	5.4 ± 4.9	0.7 ± 0.6	3.8 ± 2.9	1.2 ± 0.9	-	0.5 ± 0.5

Примечание. НЛ – нижняя литораль, СЛ – средняя литораль, ВЛ – верхняя литораль, СуЛ – супралитораль; CV – коэффициент вариации (%) для нормально сформированной пыльцы, ЦП – цитоплазма; $M \pm S$ – среднее арифметическое ± стандартное отклонение.

Реже встречаются тератоморфы без элементов скульптуры экины. Пыльца стандартных размеров, хорошо окрашена кармином. Однако поверхность таких пыльцевых зерен практически гладкая, шипы существенно сглажены или отсутствуют (рис. 5). На трансекте в Керети количество пыльцы данного морфотипа составило 1.5–2.0 %, в Растьनावолоке – 0.7–5.4 %. Максимальное количество зафиксировано для зоны верхней литорали (см. табл. 2).

Только в пробах пыльцы из Керети найдены пыльцевые зерна с комковатой цитоплазмой. Пыльца имеет нормальные размеры, но цитоплазма вегетативной клетки пыльцевого зерна отходит от его стенок и неравномерно прокрашена кармином, что придает ей вид комочков. Количество такой пыльцы незначительно (1.0–1.9 %) и достигает максимума в зоне верхней литорали (см. табл. 2).

В пробах пыльцы с трансекты в пос. Растьनावолок обнаружены пыльцевые зерна нестандартных размеров. Больше всего зафиксировано карликовых пыльцевых зерен (размеры в два и более раза меньше нормы), причем других аномалий развития такая пыльца не имела (3.6–9.8 %, максимум в зоне нижней литорали). Реже встречалась пыльца, имеющая отличную от стандартной форму – вытянутые или сплюснутые пыльцевые зерна (1.4–3.2 %, максимум в зоне средней литорали). Были зафиксированы

смятые пыльцевые зерна (0.5–0.9 %, максимум в зоне нижней литорали). Самым редким дефектом строения в пробах пыльцы из Растьनावолока были гигантские пыльцевые зерна (в два и более раза больше нормативных) – 0.7–1.2 %, с максимумом в зоне верхней литорали. Других отклонений в развитии у них выявлено не было.

Сравнение результатов палинологического анализа показало, что количество нормально сформированной пыльцы сопоставимо в окрестностях Керети и Растьनावолока, отсутствие различий подтверждает и дисперсионный анализ (табл. 3).

Меньшее количество нормально развитой пыльцы выявлено в пробах из зоны нижней литорали (Кереть – 77.0 ± 4.3 %, CV 5 %; Растьनावолок – 82.7 ± 6.1 %, CV 7 %). Коэффициент вариации для нормально развитой пыльцы в зоне нижней литорали также выше (Кереть – 7 %, Растьनावолок – 5 %), чем для других зон, но не превышает 10 %. В зоне нижней литорали зафиксированы максимальные значения для большинства патологических морфотипов пыльцы.

Для зоны средней литорали характерно самое высокое содержание нормально развитой пыльцы как в Керети, так и в Растьनावолоке (86.3 ± 3.1 %, CV 4 % и 89.7 ± 1.2 %, CV 1 % соответственно). Пыльца с разными вариантами тератоморф в этой зоне литорали встречается в минимальных или средних количествах.

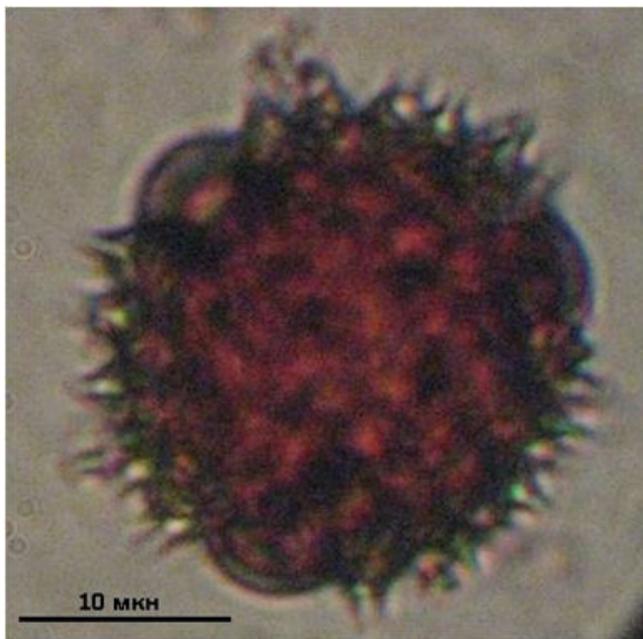


Рис. 3. Пыльцевое зерно *Tripolium pannonicum* нормального строения
Fig. 3. Pollen grain of *Tripolium pannonicum* of normal structure

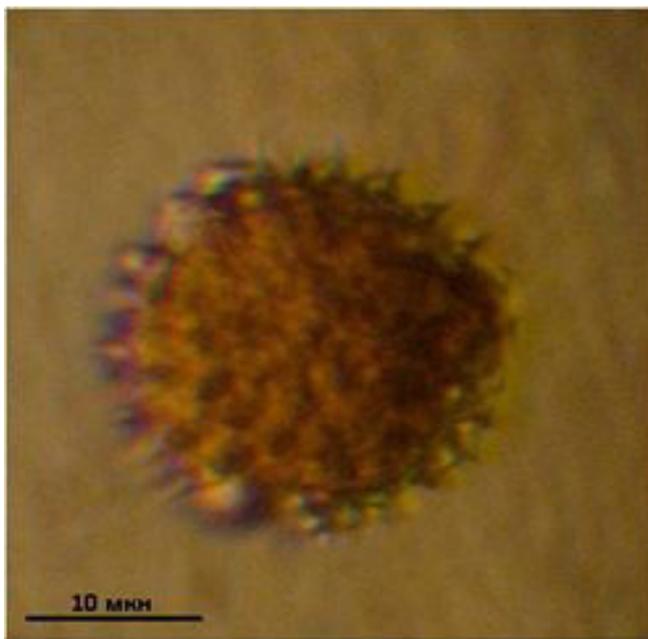


Рис. 4. Пыльцевое зерно *Tripolium pannonicum* без содержимого
Fig. 4. Pollen grain of *Tripolium pannonicum* without contents

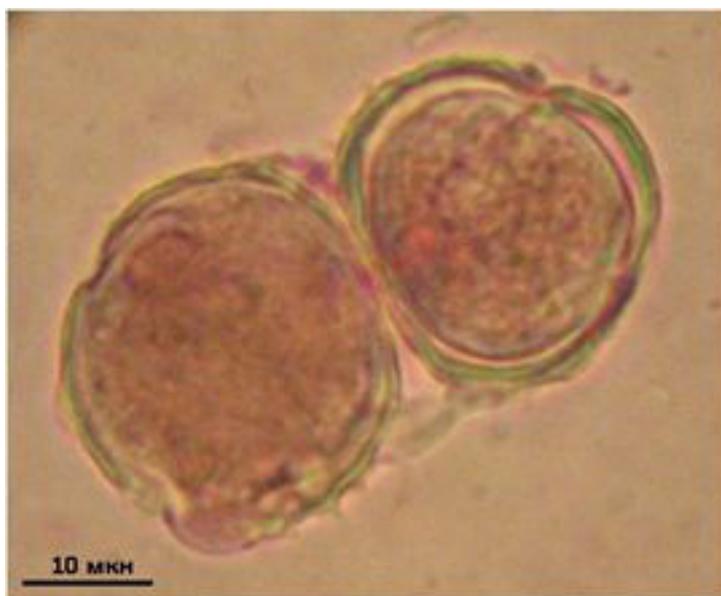


Рис. 5. Пыльцевые зерна *Tripolium pannonicum* без шипов экзины
Fig. 5. Pollen grains of *Tripolium pannonicum* without exine spines

В пробах пыльцы с верхней литорали зафиксировано среднее количество нормально сформированной пыльцы (Кереть – 82.9 ± 3.4 %, CV 2 %; Растьнаволок – 86.6 ± 4.3 %, CV 5 %). Тератоморфная пыльца встречается в средних или максимальных количествах.

Дисперсионный анализ выявил значимые различия по содержанию нормально сформированной пыльцы между верхней и

нижней, а также между средней и нижней литоралью в условиях побережья Керети. Растения верхней и средней литорали не различаются по содержанию нормально сформированной пыльцы. Несколько иная картина выявлена для побережья Растьнаволока, где выявлены значимые различия между нижней и средней, средней и верхней литоралью (см. табл. 3). Обсуждение *T. pannonicum* относится к растениям лито-

Таблица 3. Дисперсионный анализ сравнения нормально сформированной пыльцы в разных районах исследования

Место положения	ВЛ – НЛ	НЛ – СЛ	СЛ – ВЛ
Кереть	0.0002***	0.001***	0.07
Растьनावолок	0.4	0.03*	0.04*
	НЛ	СЛ	ВЛ
Кереть – Растьनावолок	0.08	0.06	0.5

Примечание. *** – $p \leq 0.001$; ** – $p \leq 0.01$; * – $p \leq 0.05$.

рального комплекса, хорошо адаптированным к условиям периодического заливания морской водой (Гуляева, Марковская, 2019). Выполненный пыльцевой анализ у растений двух районов исследования в пределах побережья Белого моря показал довольно стабильное состояние репродуктивной сферы, о чем свидетельствуют низкие значения коэффициента вариации нормально сформированной пыльцы (CV не превышает 7 %) (Зайцев, 1991). Во всех зонах литорали в пробах пыльцевых зерен отмечено более 70 % нормально сформированной пыльцы без нарушений морфологического строения (см. табл. 2). Тем не менее обращают на себя внимание самые низкие показатели нормально сформированной пыльцы в условиях верхней литорали двух районов исследования (в Керети – 82.9 ± 3.4 %, в Растьनावолоке – 86.6 ± 4.3 %), а также нижней литорали и супралиторали в Керети (77.0 ± 4.3 % и 82.7 ± 6.1 % соответственно).

Зона нижней литорали характеризуется самым длительным по времени периодом заливания: в эту зону вода приходит раньше всего во время прилива и позже уходит во время отлива. Зона же верхней литорали характеризуется меньшей по времени длительностью заливания, при этом погружены в воду во время периодических приливов только нижние части растения (Гуляева, Марковская, 2019). В то время как в условиях средней литорали, для которой характерна средняя продолжительность заливания растений и большая волновая динамика, отмечаются самые высокие значения нормально сформированной пыльцы (см. табл. 2). Таким образом, продолжительность заливания оказывает влияние на качество пыльцы: в условиях более продолжительного или короткого времени заливания растений морской водой обнаружено большее число дефектной пыльцы.

Встает вопрос о том, как расценивать количественные показатели дефектности пыльцы. На основании анализа пыльцы бо-

лее чем у 300 видов растений достоверно разработан критерий оценки понятия «дефектная пыльца» (Куприянов, Жолобова, 1975). Авторы считают, что содержание в зрелых пыльниках свыше 11 % дефектных пыльцевых зерен приводит к снижению семенной продуктивности, они расценивают такие растения как склонные к апомиктическому размножению. В настоящем исследовании дефектная пыльца в пробах составляет около 10 % только в условиях средней литорали окрестностей пос. Растьनावолок. На всех остальных участках содержание дефектной пыльцы превышает пороговое установленное значение, что может указывать на трудности семенного воспроизведения растений астры солончаковой практически на всех участках литорали.

В данном исследовании описано семь типов тератоморф у *T. pannonicum*. При этом в пробах пыльцы в Керети зафиксировано только три: пыльца с комковатой цитоплазмой вегетативной клетки, пыльца с отсутствием шипов на поверхности экзины и стерильная пыльца. Меньшее количество тератоморфной пыльцы обнаружено у растений из зоны средней литорали. В Растьनावолоке выявлено пять типов тератоморф, четыре из которых встречены только здесь: измененной формы, смятые, карликовые, гигантских размеров.

Известно, что дефекты развития цитоплазмы чаще всего возникают вследствие нарушения процесса мейоза (Дзюба, 2007). Вероятно, комковатая цитоплазма – это начальная стадия деструктивных изменений цитоплазмы вегетативной клетки пыльцы, приводящих к полному лизису содержимого пыльцевого зерна. На строение спородермы наиболее сильное влияние оказывают внешние факторы среды, нарушения в развитии экзины происходят на более поздних этапах формирования пыльцевого зерна, чем дегградация цитоплазмы (Дзюба, 2007). То есть, даже если изначально сформировавшиеся пыльцевые зерна не имеют мор-

фологических нарушений строения, есть вероятность, что могут появляться дефекты на поздних стадиях развития пыльцы. В настоящем исследовании изменения в строении экзины отмечены в пределах всей литорали, но больше таких тератоморф обнаружено в окрестностях пос. Растьяноволок в условиях верхней литорали.

Карликовая пыльца образуется вследствие нарушений на этапе редукционно-го деления мейоза (Зеленцов, Мошненко, 2004). Гаметопатогенные соединения и факторы природного происхождения влияют на морфологическое развитие пыльцы, что, как правило, сказывается на способности пыльцы к оплодотворению. Гигантская пыльца формируется в связи с нарушением мейоза, в частности с нерасхождением хромосом, что в дальнейшем, после оплодотворения, приводит к формированию полиплоидов, характерных для представителей сем. *Asteraceae* (Barker et al., 2016), которые могут быть более устойчивыми к внешним воздействиям среды, более пластичными.

Известно также, что нарушение процессов нормального развития пыльцевых зерен возникает как ответ растительного организма на внешние воздействия (неблагоприятные факторы физической среды, антропогенные факторы) (Дубровная, Бавол, 2011; Ikeuchi et al., 2015; Ашапкин и др., 2016) и на факторы биологической природы (способ размножения, генетические факторы, например наличие хромосомных рас, неустойчивость кариотипа, внутривидовая гибридизация, цитоплазматическая мужская стерильность, ядерная мужская стерильность) (Круглова и др., 2000). В настоящем исследовании отмечена реакция репродуктивных структур на условия обитания растений. В пределах зон литорали выявлены различия по содержанию в пробах нормальной и тератоморфной пыльцы. В Керети зоны литорали довольно сближены из-за особенностей береговой линии: нижняя литораль более продолжительное время затопливается, верхняя менее подвержена затоплению. Зоны в отношении этого фактора последовательно сменяют друг друга. По содержанию нормально сформированной пыльцы не отличаются пробы из верхней и средней литорали. В условиях Растьяноволока не выявлены различия у растений верхней и нижней литорали (см. табл. 3) по содержанию нормально сформированной пыльцы, казалось

бы, двух разных по продолжительности и глубине затопления участков. В силу геоморфологии береговой зоны у урезы воды находится скальный вал, который приподнимается над грунтом, где складываются условия, по продолжительности затопления близкие к верхней литорали.

На основании анатомических, физиологических и сравнительных палинологических исследований установлено, что растения *T. pannonicum* хорошо адаптированы к условиям литорали (Елькина, Карпова, 2015; Гуляева, Марковская, 2019). Пороговый и превышающий порог уровень дефектной пыльцы, по данным некоторых авторов (Куприянов, Жолобова, 1975), должен указывать на слабое семенное воспроизведение этого вида в данных условиях среды. Однако в результате полевых исследований можно констатировать, что вид успешно развивается. Вероятно, *T. pannonicum* реализует именно семенное размножение в силу того, что является одно-двулетним растением, монокарпиком. Наличие пыльцевых зерен с разной структурой экзины может обеспечивать перекрестное опыление растениям *T. pannonicum* и в условиях, когда растение покрывается водой (гладкая экзина) – гидрофилия и когда оно произрастает в условиях частичного затопления, без погружения в воду соцветий (экзина с шипами) – энтомофилия (Жизнь растений, 1981, 1982; Римская-Корсакова, 2001). В данном случае наличие пыльцы без шипов целесообразно рассматривать как вариант адаптированности к условиям существования на литорали.

Заключение

Выполненное исследование пыльцы *Tripolium pannonicum* на литорали Белого моря показало, что в средней части литорали складываются оптимальные условия для развития популяции. Больше разнообразие аномальной пыльцы, отмеченное в окрестностях пос. Растьяноволок, в отличие от Керети и отсутствие значимых различий по содержанию нормально сформированной пыльцы и в Растьяноволоке, и в Керети позволяют предположить, что диапазон тератоморфной пыльцы 10–30 % можно рассматривать как ответную реакцию *T. pannonicum* в условиях литорали. Количество нормально сформированной пыльцы достаточное, чтобы обеспечить популяции нормальное существование за счет семенного размножения.

Библиография

- Андреева Е. Н., Крюков В. А., Спиридонов В. А. Арктическая прибрежная зона: ресурсопользование как основа устойчивого развития региона // Изменения окружающей среды и климата. Природные процессы в полярных областях Земли. Т. III, ч. 2. М.: ИГ РАН, 2008. С. 322–334.
- Ашапкин В. В., Кутуева Л. И., Ванюшин Б. Ф. Эпигенетическая изменчивость у растений: наследуемость, адаптивность, эволюционное значение // Физиология растений. 2016. Т. 63, № 2. С. 191–204.
- Бурковская Е. В. Мезоструктура листа сосудистых растений супралиторали Японского моря // Вестник КрасГАУ. 2008. Вып. 2. С. 107–112.
- Голуб В. Б., Соколов Д. Д. Приморская растительность Восточной Европы // Успехи современной биологии. 1998. Т. 118, вып. 6. С. 729–744.
- Гуляева Е. Н., Марковская Е. Ф. Структурные особенности листьев растений западного побережья Белого моря // IX Съезд общества физиологов растений России «Физиология растений – основа создания растений будущего» (Казань, 18–24 сентября 2019 г.): Тезисы докладов. Казань, 2019. URL: <https://congresskazan2019.ofr.su/viewthesis?id=472> (дата обращения: 22.09.2023).
- Дзюба О. Ф. Тератоморфные пыльцевые зерна в современных и палеопалинологических пыльцевых спектрах и некоторые проблемы палиностратиграфии // Нефтегазовая технология. Теория и практика. 2007. № 2. С. 1–22.
- Дубровная О. В., Бавол А. В. Изменчивость генома пшеницы в культуре *in vitro* // Цитология и генетика. 2011. Т. 45, № 5. С. 76–84.
- Елькина Н. А., Карпова Е. Е. Применение палиноиндикационного метода для оценки адаптивного потенциала приморских растений западного побережья Белого моря // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2015. № 8 (153). С. 52–56.
- Жизнь растений: В 6 т. / Гл. ред. Ал. А. Федоров. Т. 5, ч. 1. Цветковые растения / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. М.: Просвещение, 1980. 430 с.
- Жизнь растений: В 6 т. / Гл. ред. А. Л. Тахтаджян. Т. 6. Цветковые растения / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. М.: Просвещение, 1982. 543 с.
- Зайцев Г. Н. Математический анализ биологических данных. М.: Наука, 1991. 148 с.
- Зеленцов С. В., Мошненко Е. В. Морфологические особенности пыльцы и нарушения мейоза у автотетраплоидов сои // Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. 2004. Вып. 1 (130). С. 10–14.
- Королюк Е. А. Диагностика вида в роде *Tripolium* (Asteraceae) в связи с гетерокарпией // Растительный мир Азиатской России. 2022. № 15 (2). С. 103–117.
- Круглова Н. Н., Батыгина Т. Б., Сельдимирова О. А. Морфогенетический потенциал спорогенных клеток пыльника злаков // Успехи современной биологии. 2000. Т. 120, № 5. С. 490–501.
- Куприянов П. Г., Жолобова В. Г. Уточнение понятий нормальная и дефектная пыльца в антоморфологическом методе // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1975. Вып. 3. С. 45–52.
- Макаров М. В., Рыжик И. В., Воскобойников Г. М. Влияние глубины произрастания на морфофизиологические показатели *Fucus vesiculosus* Баренцева моря // Альгология. 2012. Т. 22, № 4. С. 345–360.
- Марковская Е. Ф., Сергиенко Л. А., Шкляревич Г. А., Сониная А. В., Стародубцева А. А., Смолькова О. В. Природный комплекс побережий Белого моря. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2010. 84 с.
- Марковская Е. Ф., Кособрухов А. А., Морозова К. В., Гуляева Е. Н. Фотосинтез и анатомо-морфологическая характеристика листьев Астры солончаковой на побережье Белого моря // Физиология растений. 2015. Т. 62, № 6. С. 847–853.
- Нагалецкий В. Я. Галофиты Северного Кавказа. Краснодар: Изд-во Кубанского гос. ун-та, 2001. 246 с.
- Назарова Л. Е. Атмосферные осадки на территории водосбора Белого моря // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 6. С. 16–25. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/atmosfernye-osadki-na-territorii-vodosbora-belogo-morya> (дата обращения: 01.12.2024).
- Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М.: Агропромиздат, 1980. 304 с.
- Римская-Корсакова Н. Н. Влияние прилива и отлива на литоральные растения // Материалы Беломорской экспедиции. 2001. Вып. 1. URL: <http://herba.msu.ru/shipunov/belomor/flora/aster.htm> (дата обращения: 22.09.2023).
- Теребова Е. Н., Павлова М. А. Галофит Астра солончаковая (*Aster tripolium*) – гипераккумулятор Fe, Ni, Pb на литорали Белого моря (п. Рабочеостровск) // Успехи современного естествознания. 2021. № 11. С. 144–150. URL: <https://natural-sciences.ru/ru/article/view?id=37726> (дата обращения: 17.10.2022).
- Barker M. S., Li Z., Kidder T. I., Reardon C. R., Lai Z., Oliveira L. O., Scascitelli M., Rieseberg L. H. Most Com-

- positae* (Asteraceae) are descendants of a paleohexaploid and all share a paleotetraploid ancestor with the Calyceraceae // American Journal of botany. 2016. Vol. 103 (7). P. 1203–1211.
- Ikeuchi M., Iwase A., Sugimoto K. Control of plant cell differentiation by histone modification and DNA methylation // Current opinion in plant biology. 2015. Vol. 28. P. 60–67.
- Olsen S. B. Framework and indicators for assessing progress in integrated coastal management initiatives // Ocean and coastal management. 2003. № 46. P. 347–361.
- Punt W., Hoen P. P. Asteraceae – Asteroideae // The Northwest European Pollen Flora. Review of Palaeobotany and Palynology. 2009. Vol. 10. P. 22–183.

PALYNOLOGICAL ANALYSIS OF *TRIPOLIUM PANNONICUM* ON THE LITTORAL OF THE WHITE SEA COAST

ELKINA
Nadezhda Alexandovna

Ph.D., Petrozavodsk State University, 185910 Russia Petrozavodsk
Lenin St. 33, z_nat2003@mail.ru

SONINA
Anzhella Valeryevna

D.Sc., Petrozavodsk State University, 185910 Russia Petrozavodsk
Lenin St. 33, angella_sonina@mail.ru

Keywords:

Tripolium pannonicum
pollen
teratomorphs
littoral of the White Sea

Summary: The object of this study is *Tripolium pannonicum* – a halophyte growing on the western coast of the White Sea in the vicinity of the village Keret (Keretskaya Bay) and village Rastnavolok (Onega Bay). The data of palynological studies for the period 2014–2020 are summarized. The high degree of adaptability of this plant to the conditions of the sea coast makes it a convenient object for studying the mechanisms of salt tolerance, as well as for palynological studies, as the most informative about the viability of the population. The aim of the work is to study the state of pollen of *T. pannonicum* plants under different flooding conditions in the littoral. The study was carried out on the coast of the White Sea along transects, in sample plots within the natural boundaries of vegetation in the lower, middle, upper littoral and supralittoral. A total of 3 transects, up to 150 m long, were laid out. At least 16,000 pollen grains from 40 plants in 11 sample plots were analyzed. Pollen quality was assessed using the standard acetocarmine method. The pollen samples contained both normally formed grains and defective ones, which were combined into 7 groups. The lowest rates of normally formed pollen were noted in the conditions of the upper littoral of the village Keret – 82.9 ± 3.4 % and the village Rastnavolok – 86.6 ± 4.3 %, as well as in the lower littoral and supralittoral in the village Keret (77.0 ± 4.3 % and 82.7 ± 6.1 %, respectively). In the course of the study it was revealed that optimal conditions for the development of the *T. pannonicum* population are formed in the middle part of the littoral. A greater diversity of abnormal pollen was noted in the vicinity of the village Rastnavolok, in contrast to the village Keret. This fact as well as the absence of significant differences in the content of normally formed pollen in both Rastnavolok and Keret makes it possible to consider the range of teratomorphic pollen of 10–30 % as the reaction of the species in littoral conditions. The amount of normally formed pollen is sufficient to ensure a normal existence for the population due to seed propagation of plants.

Reviewer: E. F. Markovskaya

Reviewer: N. V. Vasilevskaya

Received on: 29 October 2024

Published on: 23 December 2024

References

- Andreeva E. N. Kryukov V. A. Spiridonov V. A. Arctic coastal zone: resource management as a basis for sustainable development of the region, *Izmeneniya okruzhayushey sredy i klimata. Prirodnye processy v polyarnykh oblastyakh Zemli*. T. III, ch. 2. M.: IG RAN, 2008. P. 322–334.
- Ashapkin V. V. Kutueva L. I. Vanyushin B. F. Epigenetic variability in plants: heritability, adaptability, evolutionary significance, *Fiziologiya rasteniy*. 2016. T. 63, No. 2. P. 191–204.
- Barker M. S., Li Z., Kidder T. I., Reardon C. R., Lai Z., Oliveira L. O., Scascitelli M., Rieseberg L. H. Most Compositae (Asteraceae) are descendants of a paleohexaploid and all share a paleotetraploid ancestor with the Calyceraceae, *American Journal of botany*. 2016. Vol. 103 (7). R. 1203–1211.
- Burkovskaya E. V. Mesostructure of the leaf of vascular plants of the supralittoral zone of the Sea of Japan, *Vestnik KrasGAU*. 2008. Vyp. 2. P. 107–112.
- Dubrovnyaya O. V. Baval A. V. Variability of the wheat genome in vitro culture, *Citologiya i genetika*. 2011. T. 45, No. 5. P. 76–84.

- Dzyuba O. F. Teratomorphic pollen grains in modern and paleopalynological pollen spectra and some problems of palynostratigraphy, *Neftegazovaya tehnologiya. Teoriya i praktika*. 2007. No. 2. P. 1–22.
- El'kina N. A. Karpova E. E. Application of the palinoidication method to assess the adaptive potential of coastal plants of the western coast of the White Sea, *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2015. No. 8 (153). P. 52–56.
- Golub V. B. Sokolov D. D. Coastal vegetation of Eastern Europe, *Uspehi sovremennoy biologii*. 1998. T. 118, vyp. 6. P. 729–744.
- Gulyaeva E. N. Markovskaya E. F. Structural features of plant leaves on the western coast of the White Sea, IX S'ezd obschestva fiziologov rasteniy Rossii «Fiziologiya rasteniy – osnova sozdaniya rasteniy budushego» (Kazan', 18–24 sentyabrya 2019 g.): Tezisy dokladov. Kazan', 2019. URL: <https://https://congresskazan2019.ofr.su/viewthesis?id=472> (data obrascheniya: 22.09.2023).
- Ikeuchi M., Iwase A., Sugimoto K. Control of plant cell differentiation by histone modification and DNA methylation, *Current opinion in plant biology*. 2015. Vol. 28. P. 60–67.
- Korolyuk E. A. Species diagnostics in the genus *Tripolium* (Asteraceae) in relation to heterocarpy, *Rastitel'nyy mir Aziatskoy Rossii*. 2022. No. 15 (2). P. 103–117.
- Korsakova N. N. The influence of high and low tide on littoral plants, *Materialy Belomorskoy ekspedicii*. 2001. Vyp. 1. URL: <http://herba.msu.ru/shipunov/belomor/flora/aster.htm> (data obrascheniya: 22.09.2023).
- Kruglova N. N. Batygina T. B. Sel'dimirova O. A. Morphogenetic potential of sporogenous anther cells of cereals, *Uspehi sovremennoy biologii*. 2000. T. 120, No. 5. P. 490–501.
- Kupriyanov P. G. Zholobova V. G. Clarification of the concepts of normal and defective pollen in the antmorphological method, *Apomixis i citoembriologiya rasteniy*. Saratov: Izd-vo Sarat. un-ta, 1975. Vyp. 3. P. 45–52.
- Life of Plants, Gl. red. A. L. Tahtadzhyan. T. 6. *Cvetkovye rasteniya*, Pod red. A. L. Tahtadzhyan. M.: Prosveschenie, 1982. 543 p.
- Life of Plants, Gl. red. Al. A. Fedorov. T. 5, ch. 1. *Cvetkovye rasteniya*, Pod red. A. L. Tahtadzhyan. M.: Prosveschenie, 1980. 430 p.
- Makarov M. V. Ryzhik I. V. Voskoboynikov G. M. The influence of growth depth on morphophysiological parameters of *Fucus vesiculosus* L. from the Barents Sea, *Al'gologiya*. 2012. T. 22, No. 4. P. 345–360.
- Markovskaya E. F. Kosobryuhov A. A. Morozova K. V. Gulyaeva E. N. Photosynthesis and anatomical and morphological characteristics of the leaves of *Aster tripolium* on the coast of the White Sea, *Fiziologiya rasteniy*. 2015. T. 62, No. 6. P. 847–853.
- Markovskaya E. F. Sergienko L. A. Shklyarevich G. A. Sonina A. V. Starodubceva A. A. Smol'kova O. V. Natural complex of the White Sea coast. Petrozavodsk: Izd-vo KarNC RAN, 2010. 84 p.
- Nagalevskiy V. Ya. Halophytes of the North Caucasus. Krasnodar: Izd-vo Kubanskogo gop. un-ta, 2001. 246 p.
- Nazarova L. E. Atmospheric precipitation in the White Sea catchment area, *Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN*. 2022. No. 6. P. 16–25. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/atmosfernye-osadki-na-territorii-vodosbora-belogo-morya> (data obrascheniya: 01.12.2024).
- Olsen S. B. Framework and indicators for assessing progress in integrated coastal management initiatives, *Ocean and coastal management*. 2003. No. 46. R. 347–361.
- Pausheva Z. P. Workshop on plant cytology. M.: Agropromizdat, 1980. 304 p.
- Punt W., Hoen P. P. Asteraceae–Asteroideae, *The Northwest European Pollen Flora. Review of Palaeobotany and Palynology*. 2009. Vol. 10. P. 22–183.
- Terebova E. N. Pavlova M. A. Halophyte *Aster tripolium* L. – hyperaccumulator of Fe, Ni, Pb on the littoral of the White Sea (village Rabocheostrovsk), *Uspehi sovremennogo estestvoznaniya*. 2021. No. 11. P. 144–150. URL: <https://natural-sciences.ru/ru/article/view?id=37726> (data obrascheniya: 17.10.2022).
- Zaycev G. N. Mathematical analysis of biological data. M.: Nauka, 1991. 148 p.
- Zelencov C. B. Moshnenko E. V. Morphological features of pollen and meiotic disorders in soybean autotetraploids, *Nauchno-tehnicheskiy byulleten' Vserossiyskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta maslichnyh kul'tur*. 2004. Vyp. 1 (130). P. 10–14.



УДК УДК 581.552:582.52/.59

ВЛИЯНИЕ ФИТОМАССЫ КОНКУРИРУЮЩИХ РАСТЕНИЙ НА ПЛОДОНОШЕНИЕ *POA PRATENSIS* (POACEAE)

ЗАГУРСКАЯ
Юлия Васильевна

кандидат биологических наук, Федеральный исследовательский центр угля и углекислоты СО РАН, г. Кемерово, пр. Ленинградский, 10, syjl@mail.ru

УФИМЦЕВ
Владимир Иванович

доктор биологических наук, Федеральный исследовательский центр угля и углекислоты СО РАН, г. Кемерово, пр. Ленинградский, 10, ivy2079@gmail.com

Ключевые слова:

фитоконкуренция
сукцессия
деградированные лесные почвы
мятлик
золотарник
семенное размножение
Solidago canadensis
Filipendula ulmaria
Chamaenerion angustifolium
Cirsium setosum

Аннотация: Восстановление антропогенно нарушенных фитоценозов и взаимодействие их компонентов имеет не только теоретическое, но и хозяйственное значение. Основными ценозообразователями на деградированных лесных почвах Кемеровской области являются *Poa pratensis*, *Cirsium setosum*, *Filipendula ulmaria* и *Chamaenerion angustifolium*. Из инвазионных видов, нарушающих естественное развитие сообществ, наиболее широко распространен *Solidago canadensis*. Нами рассмотрены аспекты плодоношения растений *Poa pratensis* при периодическом внесении фитомассы конкурентных растений, произрастающих в ящиках под открытым небом. В условиях вегетационного сезона 2022 г. растения *Poa pratensis* во всех вариантах эксперимента перешли в генеративную фазу развития. Контрольные растения обладали минимальными показателями зрелости семян в момент сбора, но достаточно большим количеством формирующихся генеративных побегов. Наиболее продуктивные растения формировались при периодическом внесении частей *C. angustifolium*. В остальных вариантах отмечалось снижение репродуктивного потенциала экспериментальных растений (в особенности количества генеративных побегов). Развитие генеративной сферы напрямую не соотносится с вегетативными морфологическими признаками. Наблюдаемые изменения, вероятно, объясняются изменением характеристик почвенного субстрата в результате поверхностного мульчирования частями растений.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: С. В. Тазина

Получена: 08 июля 2024 года

Подписана к печати: 23 декабря 2024 года

Введение

В умеренных районах Северного полушария один из наиболее распространенных видов рода мятлик (*Poa* L.) – *Poa pratensis* L. (Poaceae), мятлик луговой – многолетний корневищный дерновинный злак. Засухоустойчив, зимостоек, теневынослив. По-

чвы предпочитает рыхлые, плодородные, умеренно увлажненные (Медведев, Сметанникова, 1981). Факультативный апомикт (Кайбелева и др., 2016). Ценный компонент луговых и лугово-степных фитоценозов, увеличение площади которых важно не только в связи с сохранением биоразнообразия и

восстановлением естественной растительности нарушенных территорий (Clewell, Aronson, 2006; Funk et al., 2008; Świeraszcz et al., 2024), но и для оптимизации агроландшафтов с целью уменьшения экологической напряженности (Беленков и др., 2023). Благодаря устойчивости и долголетию – мятлик сохраняется в травостое более 10 лет (Тимошкин, Тимошкина, 2023) – *P. pratensis* L. не только одно из наиболее востребованных пастбищных растений, но и широко применяется в составе травосмесей для различных агрофитоценозов (Вахрушев и др., 2023). Прогнозирование и регуляция развития мятликовых сообществ имеет прямое хозяйственное значение.

Наиболее частые ценозообразующие виды травянистых растений на деградированных лесных почвах Кемеровской области (Загурская, Уфимцев, 2022):

1. *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. (лабазник вязолистный) – доминант климаксовых сообществ;

2. *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. (иван-чай узколистый) – доминант послепожарных суходольных сообществ;

3. *Cirsium arvense integrifolium* & Grab. = *Cirsium setosum* (Willd.) Besser ex M. Bieb. (бодяк щетинистый) – доминант раннесукцессионных залежных сообществ;

4. *Poa pratensis* (мятлик обыкновенный) – один из основных доминант луговых сообществ.

Направление развития сообществ может нарушаться при внедрении инвазионных видов, например *Solidago canadensis* L., обладающего огромным конкурентным потенциалом (Загурская, 2022; Świeraszcz et al., 2024).

При изучении процессов восстановления растительности на нарушенных почвах ключевыми вопросами являются механизмы взаимодействия потенциальных доминант и субдоминант травянистых сообществ на различных стадиях сукцессии при самовозобновлении растительности нарушенных экотопов (Загурская, Уфимцев, 2022). Отмечено большее ингибирующее влияние деревьев *Pinus sylvestris* L. по сравнению с *Acer negundo* L. на растения *P. pratensis* в подкромном пространстве этих пород (Цандекова, Колмогорова, 2022). Показан положительный эффект стимуляторов роста и гуминовых удобрений на биометрические показатели мятлика (Филимонова, Тазина, 2022).

Генеративный потенциал вида – наиболее важное обстоятельство на этапе расселения

вида и захвата территории. На семенную продуктивность особей влияют не только эдафические, но и биотические факторы, в частности наличие конкуренции с растениями других видов.

Цель работы – изучить влияние фитомассы растений *S. canadensis* и аборигенных доминант основных травянистых сообществ деградированных лесных почв на развитие генеративных побегов и формирование соплодий (метелок) у растений *P. pratensis*.

Материалы

Семена *P. pratensis* 18 мая 2022 г. сеяли в ящики размером 40 × 50 см, заполненные гомогенизированной серой лесной почвой, которые размещали на экспериментальном участке под открытым небом (один ящик = вариант эксперимента, итого 5 ящиков). Посев осуществляли поперечными рядами (длина 40 см) по 4 на ящик, около 1 г (3–4 мл) семян на ряд. Агротехника: полив в начале вегетации и прополка по мере необходимости, поверхностное рыхление почвы.

После формирования у опытных растений четвертого настоящего листа по всей поверхности почвы в ящике вносили свежую, измельченную до 1–2 см² надземную массу растений *S. canadensis* (SC), *F. ulmaria* (FU), *C. setosum* (CS), *Ch. angustifolium* (CA) без жестких стеблей, плодов, больных или поврежденных частей. Первая обработка – 13 июля, периодичность 10–14 дней. При внесении растительного материала по мере необходимости удаляли грубые частицы и спрессованные остатки старой мульчи.

В конце августа (через неделю после последнего внесения) отмечены признаки завершения вегетации, 31 августа 2022 г. отобраны образцы для исследования методом высечек из каждого ряда размером 5 × 10 см на глубину почвенного слоя около 10 см. Влияние фитомассы оценивали в сравнении с контролем (без внесения материала чужеродных растений).

Между растениями повторностей (рядов) в пределах вариантов (ящиков) статистически значимых различий не обнаружено. Это предоставляет возможность последующего анализа объединенных выборок.

Стадия развития генеративных побегов существенно варьировала. Определение конкретных стадий для отдельных экземпляров не оправдано методически (при данном количестве образцов корректная статистическая обработка множества групп невозможна), поэтому одновременно приводится

название обеих стадий развития: соплодия (соцветия) и т. п.

Методы

Для оценки растений использовали количественный, линейный и гравиметрический методы.

Для сравнения отобраны следующие параметры:

- количество генеративных растений,
- количество генеративных побегов,
- суммарная высота ГП на растении,
- средняя высота ГП,
- масса генеративной части побега,
- масса генеративной части растения.

Статистическую обработку полученных результатов проводили в программе JASP (© The JASP Team) с использованием методов анализа для выборок с различными типами распределения данных (Boxplot, однофакторный дисперсионный анализ, Letter-Based Grouping, критерий Краскела – Уоллиса). Во всех случаях критический уровень значимости принимался равным 0.05.

Результаты

По данным ряда авторов, *P. pratensis* достигает генеративной стадии (полного развития растений) на 2–4-й год вегетации, в первый сезон образуя обильные вегетативные побеги (Медведев, Сметанникова, 1981; Луганская, Лукиных, 2019). Это хорошо согласуется с результатами, полученными нами в 2021 г. (рис. 1.4): за 110 дней вегетации всего пять экземпляров в трех вариантах эксперимента достигли генеративной стадии, причем все соцветия были недоразвиты (развернулась метелка только на одном экземпляре). Однако в эксперименте 2022 г. на 111-й день плодоносящие растения первого года жизни были обнаружены во всех исследуемых группах (рис. 1, 2, таблица). Как известно, на репродуктивные процессы *P. pratensis* оказывает влияние продолжительность светового дня (Кайбелева и др., 2016), интенсивность инсоляции, гидротермический режим, а также другие факторы.

Развитие растений *P. pratensis* до внесения чужеродной фитомассы характеризовалось высокой внутренней изменчивостью, но было сходно во всех вариантах. После разделения отобранных для изучения куртин получено от 46 до 36 растений в каждом варианте эксперимента. Из числа образцов исключали слишком мелкие (неразвитые) и поврежденные экземпляры: в итоговых выборках оказалось по 33 растения на каждый

вариант.

Не все экспериментальные растения к моменту сбора достигли генеративной стадии (таблица, рис. 2). При этом наличие и степень сформированности генеративных побегов однозначно не соотносились с размерами растений или особенностями развития их вегетативных частей.

Только при обработке *Ch. angustifolium* плодоносили все модельные растения. Они же отличались максимальным числом генеративных побегов на растение и наибольшей массой зрелых метелок.

Минимальная масса соплодий, приведенная в таблице, может свидетельствовать только о степени зрелости наименьшего из образцов и не характеризует данную выборку без учета дополнительных показателей, в частности количества генеративных побегов на одно растение.

Наименьшее число генеративных растений и масса плодов отмечены в контроле, однако для этих растений характерна значительная вариабельность количества генеративных побегов на растение и относительная выровненность зрелости плодов. Для остальных проанализированных образцов отмечается снижение количества генеративных побегов на одно растение по сравнению с необработанными растениями, однако общее количество плодоносящих особей и большинство весовых показателей превышают аналогичные в контроле.

При измерении растений также было отмечено, что у изученных растений различались размеры и масса зрелого соплодия (метелки светло-желтого или светло-бежевого цвета без элементов цветка, зерновки относительно крупные, твердые, не осыпавшиеся, не поврежденные). В контроле и при добавлении надземной массы *C. setosum* оказалось минимальное количество таких образцов (11 и 10 соответственно). На рис. 3 представлены результаты по десяти максимальным значениям в выборках.

Обсуждение

По изученным показателям отмечены статистически значимые различия для растений *P. pratensis*, выращенных при внесении фитомассы *C. angustifolium*: количество генеративных растений и генеративных побегов на растениях, суммарная высота генеративных побегов, суммарная масса генеративных частей на растении. Вес зрелых метелок мятлика, развивавшихся при поверхностном внесении надземных частей *C. angustifolium*,

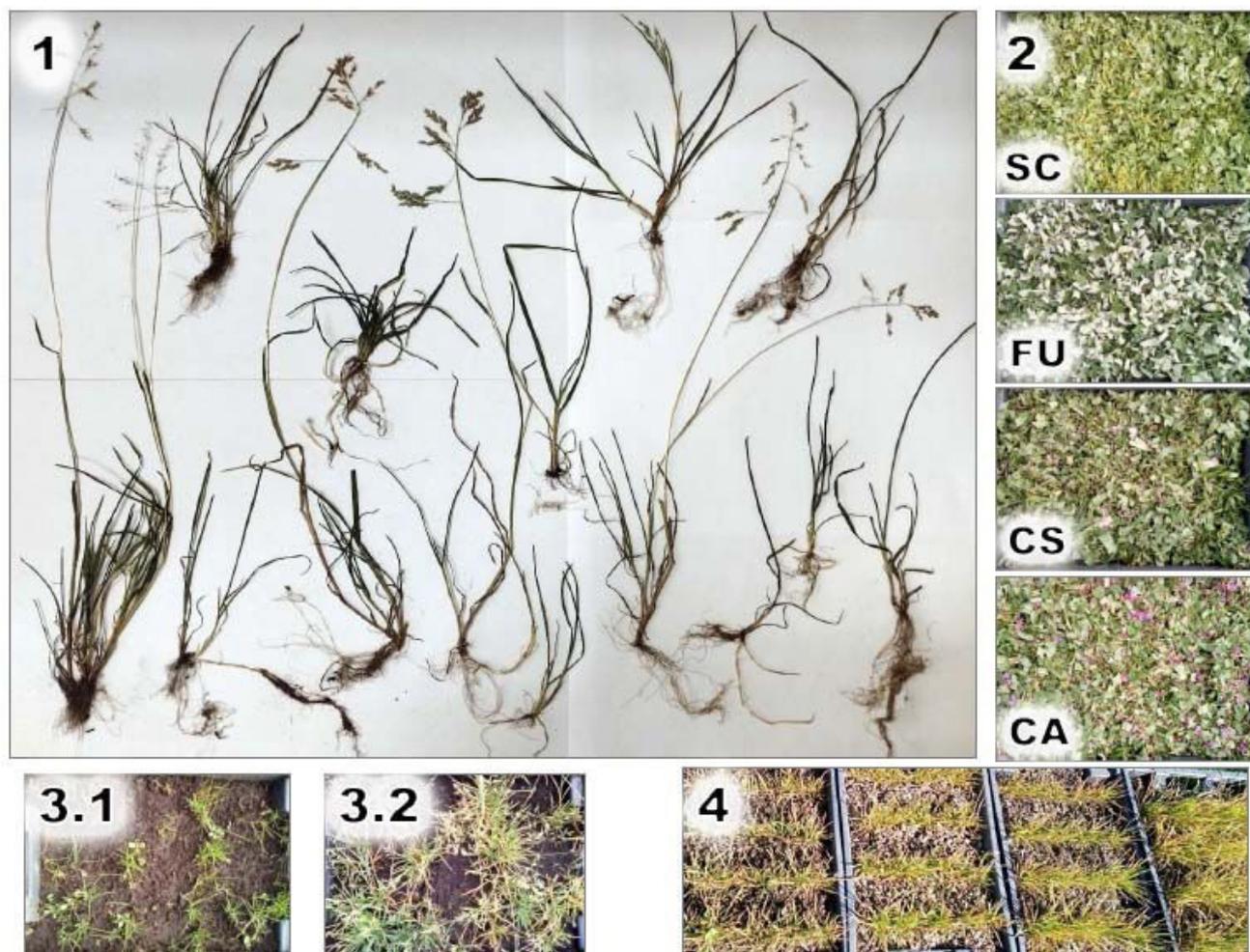


Рис. 1. Фактура эксперимента и морфологическое разнообразие растений полученных растений *P. pratensis* в 2022 г. Здесь и далее: *Solidago canadensis* (SC), *Filipendula ulmaria* (FU), *Cirsium setosum* (CS), *Chamaenerion angustifolium* (CA); 1 – примеры растений *P. pratensis*; 2 – ящики с растениями после вне-сения чужеродной фитомассы; 3 – развитие растений (на примере контроля): 3.1 – до начала опыта, 3.2 – перед сбором образцов; 4 – растения *P. pratensis* предыдущего сезона 6 сентября 2021 г. (завершение вегетации)

Fig. 1. The texture of the experiment and the morphological diversity of the obtained plants of *P. pratensis* in 2022. Hereafter: *Solidago canadensis* (SC), *Filipendula ulmaria* (FU), *Cirsium setosum* (CS), *Chamaenerion angustifolium* (CA); 1 – examples of *P. pratensis* plants; 2 – boxes with plants after the introduction of foreign phytomasses; 3 – plant development (using the example of control): 3.1 – before the start of the experiment, 3.2 – before collecting samples; 4 – *P. pratensis* plants of the previous season on September 6, 2021 (end of the growing season)

существенно превосходит остальные. У растений в других вариантах различия не так значительны, следует отметить только то, что контрольные растения обладали наименьшей массой соплодий.

При изучении морфологических показателей для отдельных побегов, а не суммарно по растениям, значимые расхождения отмечены только для контрольных растений (минимальные значения).

Согласно имеющимся данным, распределение приоритетов между вегетативными и генеративными процессами у *P. pratensis* может определяться наличием ресурсов, в

том числе количеством доступного азота в окружающей среде (Li et al., 2024), а также их ограничением и другими стрессовыми факторами (Malyshev, Henry, 2012; Pertierra et al., 2013). То есть при внесении фитомассы *C. angustifolium* создаются наиболее благоприятные условия для ускоренного развития и плодоношения *P. pratensis*.

Контрольные экземпляры к моменту сбора характеризовались наименьшей степенью созревания семян (масса соплодий), при этом по количеству генеративных побегов (как суммарно, так и в среднем на одно растение) уступают только развивающимся

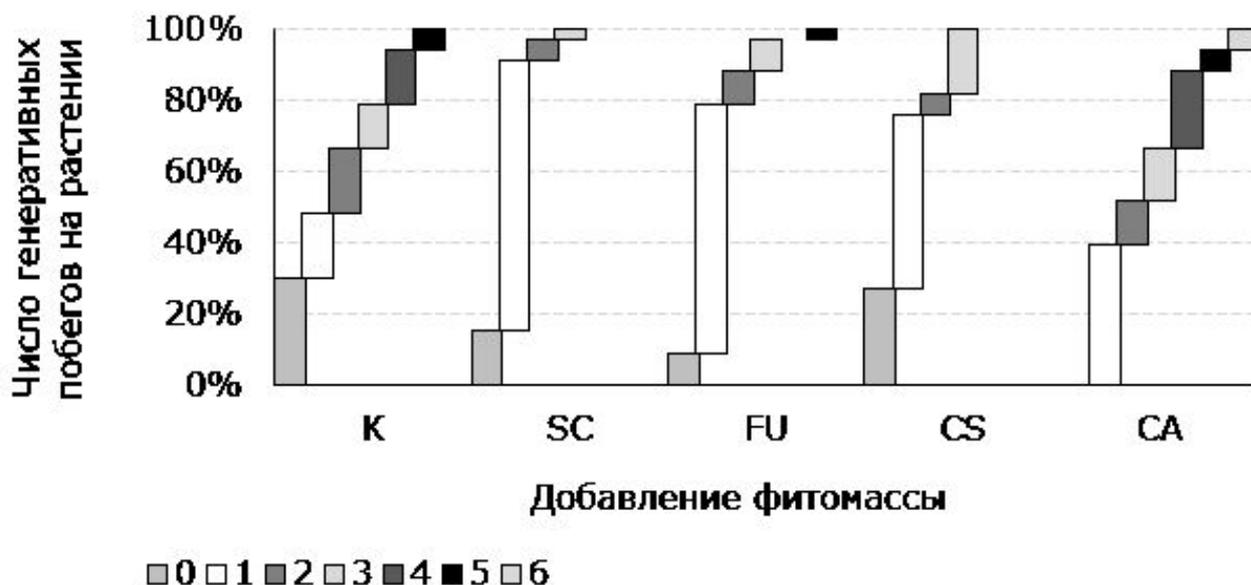


Рис. 2. Соотношение растений с различным количеством генеративных побегов при внесении фитомассы растений-конкурентов (%). Здесь и далее: контроль (К). Цветовое кодирование количества генеративных побегов на растении отражено в легенде

Fig. 2. The ratio of plants with a different number of generative shoots when applying phytomass of competing plants (%). Here and further: control (K). The color coding of the number of generative shoots on a plant is reflected in the legend

Показатели развития генеративной части *P. pratensis* при поверхностном внесении фитомассы конкурентных растений в 2022 г.

Показатель	Тип данных	K	SC	FU	CS	CA
Количество генеративных растений, шт. (%)	Число (проценты)	23 (70)	28 (85)	30 (91)	24 (73)	33 (100)
Количество генеративных побегов (ГП), шт. (%)	Число (проценты)	70 (80)	37 (43)	46 (53)	47 (54)	87 (100)
Суммарная высота ГП на растении, мм	Mean ± SD	290 ± 257	255 ± 160	329 ± 253	269 ± 257	534 ± 382
	Med(Min–Max)	278(0–821)	285(0–644)	305(0–1238)	263(0–847)	447(75–1345)
Средняя высота ГП, мм	Mean ± SD	115 ± 85	226 ± 124	233 ± 109	168 ± 121	185 ± 72
	Med(Min–Max)	138(0–273)	238(0–412)	250(0–385)	212(0–324)	188(20–332)
Масса генеративной части побега, мг	Mean ± SD	14.1 ± 12.8	30.1 ± 18.2	29.7 ± 15.4	18.6 ± 15.6	29.9 ± 17.9
	Med(Min–Max)	14.9(0–50.8)	33.6(0–63.0)	28.2(0–64.6)	21.2(0–55.0)	25.7(6.2–86.6)
Масса генеративной части растения, мг	Mean ± SD	32.8 ± 27.9	33.0 ± 19.8	38.6 ± 21.7	28.4 ± 27.3	74.6 ± 53.8
	Med(Min–Max)	31.4(0–88.1)	35.5(0–63.0)	36.5(0–79.5)	22.4(0–95.20)	64.2(6.2–191.4)

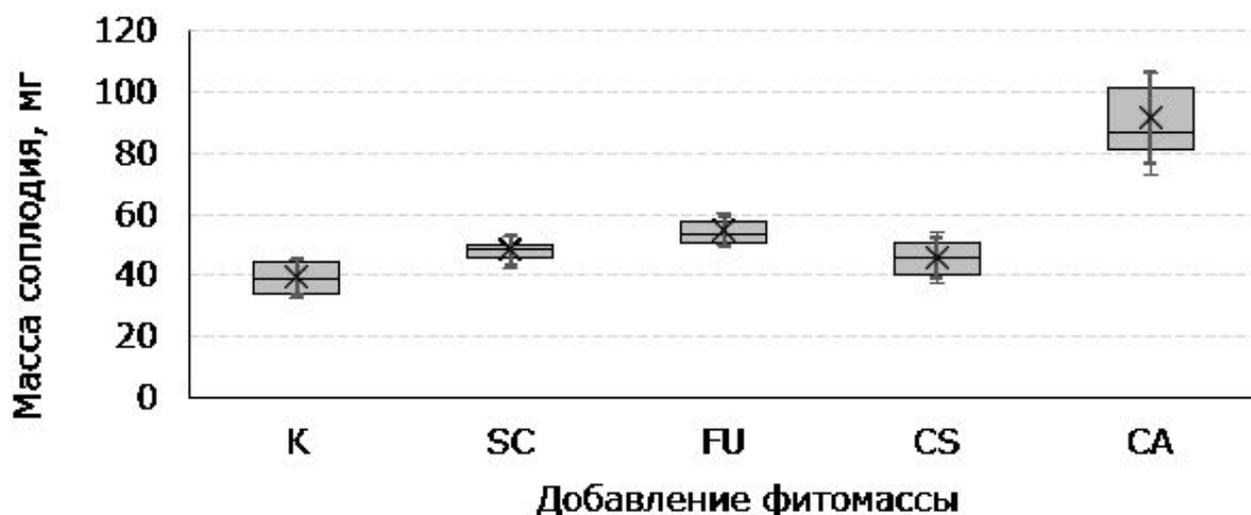


Рис. 3. Вариабельность массы зрелых соплодий *P. pratensis* под влиянием фитомассы растений-конкурентов: коробка – 1 и 3 квартиль, перекладина – медиана, планки погрешностей – минимальное и максимальное значения, точка – среднее арифметическое, планки погрешностей (тонкая линия) – стандартное отклонение

Fig. 3. Variability of the mass of mature *P. pratensis* cypselids under the influence of phytomass of competing plants: box – 1 and 3 quartiles, crossbar – median, error bars – minimum and maximum values, point – arithmetic mean, error bars (thin line) – standard deviation

под воздействием *C. angustifolium*. Это свидетельствует о вероятном замедлении плодобразования у данных растений (на момент измерения зрелости достигли менее 7 % побегов), однако их репродуктивный потенциал достаточно велик по сравнению с большинством остальных вариантов.

К сожалению, постановка нашего эксперимента не предусматривала обязательный контроль почвенных показателей в ходе эксперимента, в связи с чем затруднительно оценить влияние внесения растительных компонентов на изменение качества почвы. Косвенными свидетельствами протекания этих процессов является уплотнение (для *Filipendula ulmaria* и *Cirsium setosum*) или разрыхление субстрата (*Chamaenerion angustifolium*) относительно контроля в конце сезона. Полученные нами результаты совпадают с литературными данными для контрольных растений, поскольку практи-

чески все онтогенетические исследования получены в условиях полевого эксперимента с обязательными агрохимическими процедурами, в т. ч. прополкой. В естественных условиях, скорее всего, смена фаз развития и успешность генеративных процессов будут зависеть от совокупности действия различных факторов, в первую очередь от плодородности почв и видового состава растительных сообществ.

Заключение

Поверхностное внесение в посевы *P. pratensis* фитомассы других растений не только существенно ускоряет созревание семян, но также может существенно увеличивать генеративный потенциал мятлика (например, под влиянием *C. angustifolium*). Вероятно, данные эффекты объясняются изменением структуры и свойств почвы, аналогично действию растений-сидератов.

Библиография

- Беленков А. И., Киричкова И. В., Габуншина А. А. Агроэколого-хозяйственный баланс и оптимизация природопользования на территории Камышинского района Волгоградской области // Экологический вестник Северного Кавказа. 2023. Т. 19, № 1. С. 60–67.
- Вахрушева В. В., Прядыльщикова Е. Н., Симонов Г. А. Продуктивность пастбищного фитоценоза в неблагоприятных погодных условиях // Эффективное животноводство. 2023. № 2 (184). С. 64–68. DOI: 10.24412/cl-33489-2023-2-64-68
- Загурская Ю. В. Основные аспекты изучения инвазивных видов рода *Solidago* // Трансформация

- экосистем. 2022. Т. 5, № 2. С. 1–14. DOI: 10.23859/estr-211029
- Загурская Ю. В., Уфимцев В. И. Влияние травяных настоев на прорастание семян *Solidago canadensis* и доминантных растений деградированных лесных почв // Экосистемы. 2022. Вып. 31. С. 95–101.
- Кайбелева Э. И., Куренная Т. Е., Юдакова О. И. Влияние продолжительности фотопериода на проявление апомиксиса у *Poa pratensis* L. // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. 2016. Т. 14, вып. 2. С. 71–76.
- Луганская С. Н., Лукиных Г. Л. Морфобиологическая характеристика многолетних злаковых трав, используемых для создания газонов в условиях Среднего Урала: Метод. указания. Екатеринбург: УГЛТУ, 2019. 35 с.
- Медведев П. Ф., Сметанникова А. И. Кормовые растения европейской части СССР: Справочник. Л.: Колос. Ленингр. отд-ние, 1981. 336 с.
- Тимошкин О. А., Тимошкина О. Ю. Многолетние травы для создания газонов в условиях лесостепи Среднего Поволжья // Кормопроизводство. 2023. № 1. С. 16–21. DOI: 10.25685/KRM.2023.47.76.001
- Филимонова М. А., Тазина С. В. Исследование эффективности применения гуминовых удобрений в сочетании со стимуляторами роста на мятлике луговом // Вестник ландшафтной архитектуры. 2022. № 29. С. 73–76.
- Цандекова О. Л., Колмогорова Е. Ю. Роль антиоксидантов в механизмах адаптации *Poa pratensis* L. к влиянию древесных растений // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 2022. № 144. С. 132–138. DOI: 10.36305/0513-1634-2022-144-132-138
- Clewell A. F., Aronson J. Motivations for the Restoration of Ecosystems // Conservation Biology. 2006. Vol. 20, issue 2. P. 420–428. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2006.00340.x
- Funk J. L., Cleland E. E., Suding K. N., Zavaleta E. S. Restoration through reassembly: Plant traits and invasion resistance // Trends in Ecology & Evolution. 2008. Vol. 23, issue 12. P. 695–703. DOI: 10.1016/j.tree.2008.07.013
- Li D., Wang J., Chen R., Chen J., Zong J., Li L., Hao D., Guo H. Nitrogen acquisition, assimilation, and seasonal cycling in perennial grasses: review // Plant Science. 2024. Vol. 342. P. 112054. DOI: 10.1016/j.plantsci.2024.112054
- Malyshev A. V., Henry H. A. L. Frost damage and winter nitrogen uptake by the grass *Poa pratensis* L.: consequences for vegetative versus reproductive growth // Plant Ecology. 2012. Vol. 213. P. 1739–1747. DOI: 10.1007/s11258-012-0127-0
- Pertierra L. R., Lara F., Benayas J., Hughes K. A. *Poa pratensis* L., current status of the longest-established non-native vascular plant in the Antarctic // Polar Biology. 2013. Vol. 36. P. 1473–1481. DOI: 10.1007/s00300-013-1367-8
- Świerszcz S., Czarniecka-Wiera M., Szymura T. H., Szymura M. From invasive species stand to species-rich grassland: Long-term changes in plant species composition during *Solidago* invaded site restoration // Journal of Environmental Management, 2024. Vol. 353. P. 120216. DOI: 10.1016/j.jenvman.2024.120216

THE EFFECT OF THE PHYTOMASS OF COMPETING PLANTS ON THE FRUITING OF BLUEGRASS (*POA PRATENSIS*)

ZAGURSKAYA
Yulia Vasilyevna

Ph.D., Federal Research Center of Coal and Coal Chemistry SB RAS,
Kemerovo Leningradsky Ave., 10, syjil@mail.ru

UFIMTSEV
Vladimir Ivanovich

D.Sc., Federal Research Center of Coal and Coal Chemistry SB RAS,
Kemerovo Leningradsky Ave., 10, uwy2079@gmail.com

Keywords:

plant competition
succession
degraded forest soils
bluegrass
goldenrod
seed reproduction
Solidago canadensis
Filipendula ulmaria
Chamaenerion
angustifolium
Cirsium setosum

Summary: The remediation of anthropogenically disturbed phytocenoses and the interaction of their components is not only of theoretical, but also of economic significance. Bluegrass (*Poa pratensis*), yellow thistle (*Cirsium setosum*), meadowsweet (*Filipendula ulmaria*) and rosebay willow herb (*Chamaenerion angustifolium*) are the main cenose-formers on degraded forest soils of the Kemerovo region. Of the invasive species that disrupt the natural development of communities, Canadian goldenrod (*Solidago Canadensis*) is the most widespread. We considered the fruiting aspects of the plants of meadow grass (*Poa pratensis*) with periodic application of phytomass of competitive plants growing in boxes in the open air. In the conditions of the 2022 growing season, *Poa pratensis* plants in all experimental variants entered the generative phase of development. Control plants had minimal seed maturity at the time of harvest, but a sufficiently large number of generative shoots forming. The best productive plants were formed with periodic application of rosebay willow herb (*C. angustifolium*) parts. In other variants, there was a decrease in the reproductive potential of experimental plants, especially the number of generative shoots. Generative development does not directly correlate with vegetative morphological traits. The observed changes are probably explained by changes in the characteristics of the soil substrate as a result of surface mulching by plant parts.

Reviewer: S. V. Tazina

Received on: 08 July 2024

Published on: 23 December 2024

References

- Belenkov A. I. Kirichkova I. V. Gabunshina A. A. Agroecological and economic balance and optimization of environmental management in the Kamyshinsky district of the Volgograd region, *Ekologicheskii vestnik Severnogo Kavkaza*. 2023. T. 19, No. 1. P. 60–67.
- Candekova O. L. Kolmogorova E. Yu. The role of antioxidants in the mechanisms of adaptation of *Poa pratensis* L. To the influence of woody plants, *Byulleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada*. 2022. No. 144. P. 132–138. DOI: 10.36305/0513-1634-2022-144-132-138
- Clewell A. F., Aronson J. Motivations for the Restoration of Ecosystems, *Conservation Biology*. 2006. Vol. 20, issue 2. P. 420–428. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2006.00340.x
- Filimonova M. A. Tazina S. V. Investigation of the effectiveness of the use of humic fertilizers in combination with growth stimulants on meadow bluegrass, *Vestnik landshaftnoy arhitektury*. 2022. No. 29. P. 73–76.
- Funk J. L., Cleland E. E., Suding K. N., Zavaleta E. S. Restoration through reassembly: Plant traits and invasion resistance, *Trends in Ecology & Evolution*. 2008. Vol. 23, issue 12. P. 695–703. DOI: 10.1016/j.tree.2008.07.013
- Kaybeleva E. I. Kurennaya T. E. Yudakova O. I. Influence of photoperiod duration on the manifestation of apomixis in *Poa pratensis* L., *Byulleten' Botanicheskogo sada Saratovskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2016. T. 14, vyp. 2. P. 71–76.
- Li D., Wang J., Chen R., Chen J., Zong J., Li L., Hao D., Guo H. Nitrogen acquisition, assimilation, and seasonal cycling in perennial grasses: review, *Plant Science*. 2024. Vol. 342. P. 112054. DOI: 10.1016/j.plantsci.2024.112054
- Luganskaya S. N. Lukinyh G. L. Morphobiological characteristics of perennial grasses used to create lawns

- in the conditions of the Middle Urals: Method. instructions. Ekaterinburg: UGLTU, 2019. 35 p.
- Malyshev A. V., Henry H. A. L. Frost damage and winter nitrogen uptake by the grass *Poa pratensis* L.: consequences for vegetative versus reproductive growth, *Plant Ecology*. 2012. Vol. 213. P. 1739–1747. DOI: 10.1007/s11258-012-0127-0
- Medvedev P. F. Smetannikova A. I. Fodder plants of the European part of the USSR: Handbook. L.: Kolop. Leningr. otd-nie, 1981. 336 p.
- Pertierra L. R., Lara F., Benayas J., Hughes K. A. *Poa pratensis* L., current status of the longest-established non-native vascular plant in the Antarctic, *Polar Biology*. 2013. Vol. 36. P. 1473–1481. DOI: 10.1007/s00300-013-1367-8
- Timoshkin O. A. Timoshkina O. Yu. Perennial grasses for creating lawns in the conditions of the forest-steppe of the Middle Volga region, *Kormoproizvodstvo*. 2023. No. 1. P. 16–21. DOI: 10.25685/KRM.2023.47.76.001
- Vahrusheva V. V. Pryadil'schikova E. N. Simonov G. A. Productivity of pasture phytocinosis in adverse weather conditions, *Effektivnoe zhivotnovodstvo*. 2023. No. 2 (184). P. 64–68. DOI: 10.24412/cl-33489-2023-2-64-68
- Zagurskaya Yu. V. Ufimcev V. I. Influence of herbal infusions on germination of *Solidago canadensis* seeds and dominant plants of degraded forest soils, *Ekosistemy*. 2022. Vyp. 31. C. 95–101.
- Zagurskaya Yu. V. The main aspects of the study of invasive species of the genus *Solidago*, *Transformaciya ekosistem*. 2022. T. 5, No. 2. P. 1–14. DOI: 10.23859/estr-211029
- Świerszcz S., Czarniecka-Wiera M., Szymura T. H., Szymura M. From invasive species stand to species-rich grassland: Long-term changes in plant species composition during *Solidago* invaded site restoration, *Journal of Environmental Management*, 2024. Vol. 353. P. 120216. DOI: 10.1016/j.jenvman.2024.120216



УДК УДК 599.33:591.5

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ КАРЕЛЬСКОГО ПРИЛАДОЖЬЯ

ИВАНТЕР
Эрнест Викторович

*доктор биологических наук, Карельский научный центр РАН,
Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, ivanter@petsu.ru*

Ключевые слова:

Карелия
популяция
динамика численности
экспансия на Север
воздействие антропогенных
факторов

Аннотация: В настоящем сообщении подводятся итоги многолетнего (1957–2020 гг.) изучения популяционной экологии 19 видов мелких млекопитающих на территории Северо-Восточного Приладожья (Питкярантский район Карелии), представляющей для многих из них северную периферию ареала. Анализируются биоценотические группировки исследуемых видов землероек и мышевидных грызунов, их численность, ее динамика и определяющие ее факторы, а также экологическая и территориальная структура популяций и их особенности, связанные с обитанием у северных границ распространения. В сравнительно-экологическом аспекте затрагивается и ландшафтная специфика воздействия лесозэксплуатации и других антропогенных воздействий на структуру местообитаний, численность и состояние популяций мелких млекопитающих таежного Севера. Уделено внимание анализу структурно-популяционных адаптаций видов и механизмам их экспансии и закрепления на Севере.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 22 Октября 2024 года

Подписана к печати: 23 декабря 2024 года

Введение

Настоящее сообщение отличает популяционно-экологический подход к анализу состояния, динамики численности, многовидовой организации и структуры населения мелких млекопитающих Северо-Восточного Приладожья. Ландшафты этой территории, относящиеся в основном к зоне таежных лесов и представляющие для многих из изученных видов мелких млекопитающих северную периферию ареала, постоянно испытывают мощнейший антропогенный пресс, причем со стороны не только напряженной лесозэксплуатации, но и других форм интенсивных антропогенных воздействий. Это делает данный регион весьма показательной и удобной экологической моделью сильно нарушенной природной среды, уникальным полигоном для научного анализа, прогнози-

рования и разработки мер компенсации и вместе с тем доступным тест-объектом, достаточно точным и адекватным индикатором разнообразных экологических нарушений.

Благодаря достаточно высокой численности, видовому разнообразию и экологической лабильности мышевидные грызуны и землеройки, проявляя здесь наиболее рельефные популяционные адаптации в ответ на разнообразные формы внешних воздействий, могут рассматриваться в качестве ценнейшей биологической модели для построения общей теории популяционной организации видов, включая и сформулированную для Фенноскандии (Levins, 1969; Hanski, 1998, 1999; Hanski, Simberloff, 1997), но весьма актуальную и для Карелии, концепцию метапопуляций, как и выявления здесь основных принципов приспособле-

ния к жизни у границ ареалов, в т. ч. и разработки методов биоиндикации при оценке направлений и масштабов антропогенных влияний на популяции животных. Вместе с тем изучение экологических особенностей этих видов представляет самостоятельный прикладной интерес, особенно в связи с их эпидемиологическим и лесохозяйственным значением, а также разнообразной биоценотической ролью.

Известно, что популяция как основная экологическая и биохорологическая единица вида служит и конкретной формой его существования, и элементарной единицей эволюции. В связи с этим она приобрела целый комплекс механизмов, обеспечивающих возможность адаптивного ответа популяции как единого целого на любые внешние воздействия. У мелких млекопитающих как животных с относительно низкой индивидуальной стойкостью формируется особенно хорошо выраженная популяционная организация (эффективная групповая стойкость). Это делает их и незаменимым объектом для соответствующих популяционно-экологических изысканий.

Основным содержанием и целью данной работы является всесторонний анализ популяционной экологии изученных видов и их группировок и расшифровка на этой основе специфических и общих экологических механизмов их приспособлений к экстремальным условиям таежного Севера. Популяционный подход к изучению групповых адаптаций и адаптивных комплексов одинаково важен как для обоснования ведущего

их значения в формообразовании, так и для решения многих практических вопросов, таких как прогнозирование и регулирование численности животных, участвующих в формировании природных очагов инфекций, повышение биологической продуктивности лесных угодий или охрана природных ландшафтов.

Материалы

Сообщение базируется на стационарных и экспедиционных исследованиях, проводившихся автором и под его руководством на протяжении 60 с лишним лет (1957–2020 гг.) на территории северо-восточного побережья Ладожского озера.

Методы

В основе полученных материалов – результаты массовых количественных учетов мелких зверьков (табл. 1, 2), выполнявшихся двумя стандартными методами – ловушкочиниями с расстановкой каждой из 25–50 давилок Геро и 30-метровыми ловчими канавками с вкопанными в них вровень с дном канавок тремя конусной формы металлическими цилиндрами. Соответственно, за показатель численности принимали число зверьков, попавших за сутки работы в 100 ловушек (на 100 ловушко-суток) и отловленных в конусы за 10 суток работы одной канавки (на 10 канавко-суток), а за индекс доминирования – относительное количество представителей данного вида, выраженное в процентах ко всем отловленным данным способом зверькам.

Таблица 1. Сводные данные о численности и соотношении видов мелких млекопитающих в Приладожье (1966–2014 гг.)

Вид	Отлов ловушками Геро (309272 ловушко-суток)			Отлов канавками (9177 канавко-суток)		
	абс. число	на 100 ловушко-суток	%	абс. число	на 10 канавко-суток	%
Обыкновенная бурозубка	5645	1.83	46.8	4708	5.13	47.06
Средняя бурозубка	217	0.07	1.79	1210	1.32	12.1
Малая бурозубка	324	0.10	2.56	1890	2.06	18.9
Равнозубая бурозубка	74	0.02	0.51	87	0.09	0.8
Крошечная бурозубка	4	0.001	0.03	60	0.07	0.63
Водяная кутора	60	0.02	0.51	115	0.13	1.12
Лесная мышовка	110	0.004	0.10	657	0.72	6.6
Полевая мышь	18	0.0006	0.02	3	0.003	0.03
Мышь-малютка	5	0.0002	0.005	19	0.02	0.17
Лесной лемминг	6	0.0002	0.005	176	0.19	1.74
Рыжая полевка	4992	1.61	41.2	939	1.02	9.34
Красная полевка	220	0.07	1.79	17	0.02	0.18
Обыкновенная полевка	3	0.001	0.03	43	0.05	0.45
Темная полевка	502	0.16	4.1	327	0.036	0.33
Полевка-экономка	53	0.02	0.51	45	0.05	0.46
Всего	12233	3.907	100	10296	10.909	100

Таблица 2. Численность и видовое разнообразие мелких млекопитающих в основных типах биотопов

Биотоп	Учеты ловушками				Учеты канавками			
	экз. на 100 ловушко-суток	число видов	индекс разнообразия	индекс выровненности	экз. на 10 канавко-суток	число видов	индекс разнообразия	индекс выровненности
Сосняки лишайниковые	0.51	4	0.47	0.98	Учеты не проводились			
Сосняки-зеленомошники	2.68	7	0.57	0.94	11.1	13	0.73	0.73
Ельники-зеленомошники	3.51	15	0.55	0.57	21	12	0.66	0.66
Смешанные и лиственные леса	4	12	0.56	0.62	Учеты не проводились			
Лиственное мелколесье	4.89	10	0.57	0.81	11.54	13	0.67	0.7
Зарастающая вырубка	6.3	9	0.37	0.78	Учеты не проводились			
Луга и другие с/х угодья	4.61	9	0.53	0.76	Учеты не проводились			

Для оценки степени предпочтения, оказываемого видом тому или иному местообитанию (и его преферентного статуса в сообществе), вычислялся также особый показатель – коэффициент (или индекс) верности биотопу, предложенный сибирскими зоологами (Глотов и др., 1978). Кроме того, для оценки видового разнообразия населения мелких зверьков каждого биотопа определялись показатели разнообразия (H) и выровненности (e) (Одум, 1975).

Всего за период исследований отработано свыше 400 тыс. ловушко-суток и 10 тыс. канавко-суток. Общее число добытых зверьков превысило 30 тысяч. Из них на долю насекомых приходится 63.7 %, грызунов – 36.3 % (см. табл. 1). Еще заметнее эта диспропорция в уловах канавками, где землеройки составляют 79 %, тогда как в добыче ловушками – только 50 %.

Результаты

Согласно полученным данным, группа мелких млекопитающих насчитывает в пределах рассматриваемой территории 21 вид, которые по степени доминирования в суммарных уловах располагаются следующим образом: обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L.), рыжая полевка (*Myodes (Clethrionomys) glareolus* Schreb.), темная полевка (*Microtus agrestis* L.), малая бурозубка (*Sorex minutus* L.), средняя бурозубка (*Sorex caecutiens* Laxm.), лесная мышовка (*Sicista betulina* Pall.), водяная полевка (*Arvicola terrestris* L.), красная полевка (*Myodes (CL.) rutilus* Pall.), лесной лемминг (*Myopus schisticolor* Pall.), водяная кутора

(*Neomys fodiens* Penn.), равнозубая бурозубка (*Sorex isodon* Turov), полевка-экономка (*M. oeconomus* Pall.), мыш-малютка (*Micromys minutus* Pall.), крошечная бурозубка (*S. minutissimus* Zimm.), полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pall.), обыкновенная полевка (*M. arvalis* Pall.), красно-серая полевка (*Myodes (Clethrionomys) rufocanus* Sund.), серая крыса (*Rattus norvegicus* Berk.), домовая мышь (*Mus musculus* L.), лесная и желтогорлая мыши (*Apodemus sylvaticus* L. и *A. flavicolus* Melch).

При этом наиболее многочисленными видами, как в целом по региону, так и в большинстве обследованных биотопов, оказались обыкновенная бурозубка и рыжая полевка, составившие в наших сборах мелких млекопитающих соответственно 45.3 и 26.3 %, т. е. в сумме почти 72 %. Далее по убыванию численности следуют три вида-содоминанта – малая и средняя бурозубки и темная полевка (9.5, 6.2 и 5.7 %) и три второстепенных вида – лесная мышовка, лесной лемминг и красная полевка (3.2, 0.8 и 0.8 %). На остальные виды приходится всего 2.2 %, и их следует отнести к группе крайне малочисленных.

Такое соотношение видов в общих чертах сохраняется в различные годы, но, как уже говорилось, зависит от способа отлова (табл. 1). В сборах канавками значительно выше как общая доля насекомых, так и численность доминирующего и второстепенных видов землероек и грызунов. Например, по сравнению с добычей ловушками удельный вес таких содоминантов, как средняя и малая бурозубки и лесная мышовка, увеличи-

вается в уловах канавками в 5–6 раз, а такие редкие виды, как крошечная бурозубка, кутора и лесной лемминг, и вовсе попадают только в канавки. Напротив, в сборах давилками преобладают немногие виды мышевидных грызунов и занимающая второе место обыкновенная бурозубка, а целый ряд второстепенных и редких видов вообще не представлен.

Общий показатель учета давилками по региону в целом колеблется по годам от 0.34 до 18.5 на 100 ловушко-суток и составляет в среднем 7.8, канавками – от 2.7 до 25.4, в среднем 14.0 на 10 канавко-суток. Сопоставление этих данных с результатами отлова в других регионах Европейского Севера (Ивантер, 1975) позволяет оценить общую численность мелких млекопитающих в Восточной Фенноскандии как среднюю. В то же время по сравнению с более южными областями она выглядит невысокой (особенно низка численность мышевидных грызунов), что объясняется не только крайней неустойчивостью среды и однообразием кормовой базы, характерными вообще для всего таежного Севера (Шварц, 1963), но и ландшафтными особенностями охваченной учета территории, в частности господством бедных в экологическом отношении частоствольных ельников, чистых лишайниковых сосняков,

моховых болот и хвойно-лиственных молодняков жерднякового типа.

Невысокий средний многолетний показатель учета мелких млекопитающих обусловлен также особым характером многолетней динамики численности как отдельных видов, так и всего населения землероек и грызунов рассматриваемого региона. Как показывают данные специальных учетов, для всех изученных популяций мелких зверьков типичны значительные по размаху, но небольшой частоты и обычно неправильного «рваного» ритма флуктуации, отличительной чертой которых являются длительность и глубина депрессий, редкость и кратковременность подъемов и общая растянутость цикла. Вместе с тем отсутствие четкой синхронности в колебаниях численности различных видов и групп мелких млекопитающих приводит к тому, что в отдельные годы в уловах преобладают то землеройки (1969, 1971, 1975–1977, 1980–1982, 1984–1986, 1989, 1991–1993, 1998–1999, 2002, 2006, 2009, 2011 гг.), то мышевидные грызуны (1964, 1966–1968, 1970, 1973–1974, 1978–1979, 1983, 1990, 1994, 2003, 2007, 2010, 2014 гг.), и аспект фауны меняется в зависимости от особенностей года с «землеройко-полевкового» на «полевко-землеройковый» (рис. 1).

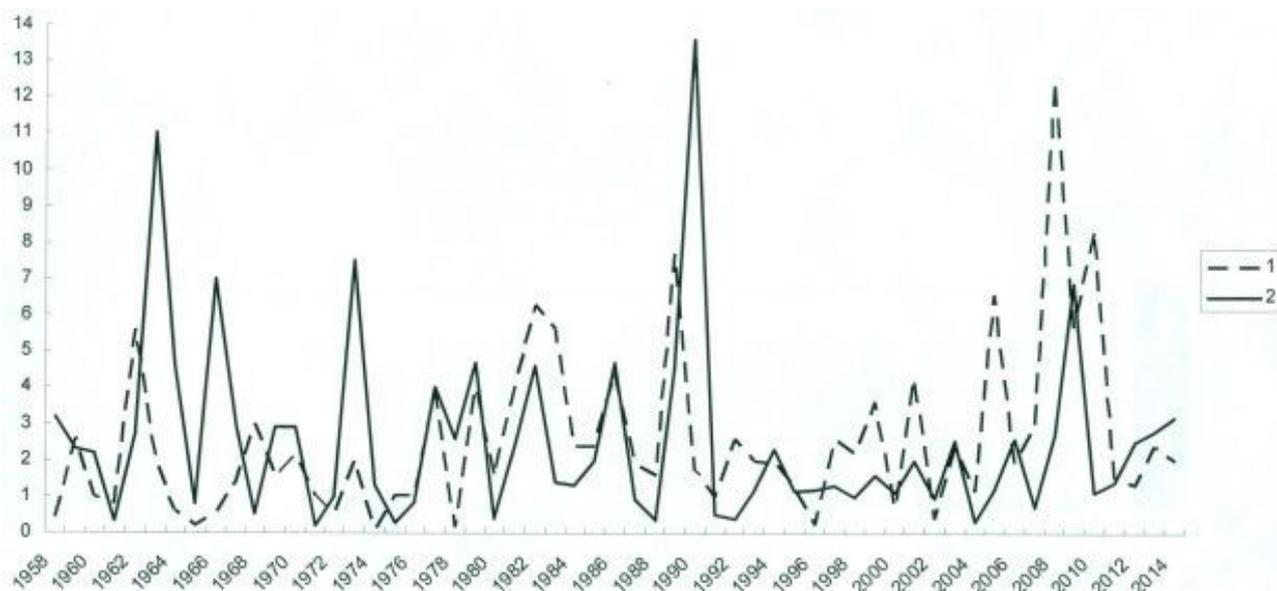


Рис. 1. Суммарная численность мышевидных грызунов (1) и землероек-бурозубок (2) в Карельском Приладожье. По оси абсцисс – годы, по оси ординат – экземпляры на 100 ловушко-суток

Fig. 1. Total number of mouse-like rodents (1) and shrews (2) in the Karelian Ladoga region. Along the abscissa axis – years, along the ordinate axis – specimens per 100 trap-days

Не всегда согласованно колеблется и численность отдельных представителей каждой из этих групп. Однако последнее обстоятельство почти не сказывается на масштабах и характере изменений общей численности зверьков, поскольку население их образовано в основном популяциями лишь двух видов – обыкновенной бурозубки и рыжей полевки. Эти доминантные виды определяют уровень и многолетние колебания численности как всего населения мелких млекопитающих в целом, так и их группировок в отдельных местообитаниях, за исключением лиственных молодняков, сельскохозяйственных угодий и других элементов культурного ландшафта, где кроме обыкновенной бурозубки и рыжей полевки господствует темная полевка, составляющая до 30 % и более всего улова. Таким образом, в отношении видовой структуры населения мелких млекопитающих нашего региона представляет довольно стабильную «двухдоминантную» систему (группировку) видовых популяций. Такая структура, как и асинхронность колебаний численности двух господствующих видов, безусловно, целесообразна при ограниченной емкости и однообразии угодий. Она придает населению зверьков необходимую стойкость к воздействию неблагоприятных условий и может рассматриваться как одна из форм адаптаций животных на популяционно-биоценотическом уровне.

Ядро фауны мелких млекопитающих региона составляют широко распространенные по всей лесной полосе виды, такие как обыкновенная бурозубка, рыжая и темная полевки. Эти виды отличаются наиболее высокой и стабильной численностью и занимают доминирующее положение в большинстве природных комплексов. Северо-восточный («таежный» или «сибирский») элемент представляют средняя и крошечная бурозубки, красная и красно-серая полевки и лесной лемминг. Они селятся преимущественно в таежных лесах северного типа, но и здесь не достигают высокой плотности. Хорошо представлены в местной фауне млекопитающие южного происхождения: лесные западноевропейские виды, выходцы из широколиственных лесов и лесостепных пространств. Это малая бурозубка, кутора, лесная мышовка, мыш-малютка, лесная и желтогорлая мыши и обыкновенная полевка. Распространение их ограничено преимущественно Южной Карелией, где они встречаются спорадически, в основном на участках лиственного леса, сенокосных и пахот-

ных угодьях и других элементах культурного ландшафта. Существенное значение имеют виды-убиквисты («космополиты»), распространение которых охватывает несколько ландшафтных зон. К этой группе относятся водяная полевка, полевка-экономка и равнозубая бурозубка. Завершают список три синантропных вида: серая и черная крысы и домовая мышь. Они живут в черте поселков, городах и в естественных угодьях встречаются редко.

В последние столетия формирование таежной териофауны проходит под постоянным воздействием интенсивной хозяйственной деятельности человека. Развитие земледелия, прогрессирующее сокращение лесных площадей и изменение возрастного и породного состава древостоев приводят к трансформации естественных ландшафтов, которые приобретают все более южный облик. Этот процесс стимулирует дальнейшее расселение видов, связанных в своем существовании преимущественно с открытыми стациями и лиственными насаждениями. Все дальше на север проникают лесная мышовка, желтогорлая мышь и мыш-малютка. В то же время обыкновенная полевка и полевая мышь, которые три-четыре десятилетия назад также продвигались к северу, в последние годы вновь отступают на юг. Это вызвано, в частности, резким сокращением посевных площадей под зерновые.

Как известно, приспособление наземных животных к сложно дифференцированной среде происходит не только на организменном и популяционном, но и более высоком интегрированном экосистемном (биоценотическом) уровне. Применительно к мелким млекопитающим это наиболее четко проявляется в приуроченности их населения к определенным биотопам и формировании соответствующих биоценотических группировок. На основе анализа ландшафтных особенностей изучаемого региона и закономерностей пространственного распределения землероек и мышевидных грызунов мы выделили на этой территории семь подобных группировок. Ниже приводится их краткая характеристика, основанная на многолетних количественных учетах и изучении структурных особенностей и динамики смешанного животного населения этих формирований.

Подводя итоги проведенных исследований, необходимо остановиться на некоторых общих закономерностях биотопического и пространственного распределения популяционных группировок и всего насе-

ления мелких млекопитающих Приладожья в связи с изменениями, вызванными антропогенным фактором. С этой целью нами проведен кластерный анализ многовидовых биоценологических группировок мелких млекопитающих этого региона (Ивантер, Коросов, 1992), в результате которого были выделены группы биотопов, наиболее близкие по условиям обитания и видовому составу зверьков (рис. 2). Наиболее богаты видами оказались еловые и смешанные леса. Обедненными териокомплексами, представленными в основном политопными видами, характеризуются сосняки-зеленомошники, вырубки и лиственное мелколесье (см. табл. 2). Выявляется близость населения зверьков из двух типов сосняков, но в лишайниковых борах видов еще меньше. Наконец, особое положение занимает биотопический комплекс экотона – границы между лугом и лесом, включающий представителей смежных биотопов. При этом выявленный характер отношений между биоценологическими комплексами млекопитающих сохраняется вне зависимости от метода количественных учетов: и по видовому составу, и по численности (показатель учета) население зверьков сосняков-зеленомошников все же

ближе к мелколесью, чем к зеленомошным ельникам. Как показали учеты, наиболее плотно населены мелкими млекопитающими спелые лиственные леса с умеренной хвойной примесью, зарастающие вырубки 3–10-летнего возраста, участки культурного ландшафта, а также травяно-зеленомошные ельники с участием лиственных пород, хорошим подлеском и развитым травостоем. Эти же биотопы отличаются и наиболее богатым видовым спектром мелких зверьков. В лишайниковых борах и монотонных таежных ельниках без лиственной примеси и подлеска численность землероек и грызунов минимальная. Остальные биотопы занимают в этом отношении промежуточное положение. Таким образом, в целом коренные типы лесных угодий существенно уступают производным лесам, элементам культурного ландшафта, вырубкам и другим типам трансформированных человеком площадей как по разнообразию видовой структуры соответствующих биоценологических группировок животных, так и по их численности. Это говорит о том, что антропогенный фактор оказывает на распределение и численность мелких млекопитающих в общем положительное влияние.

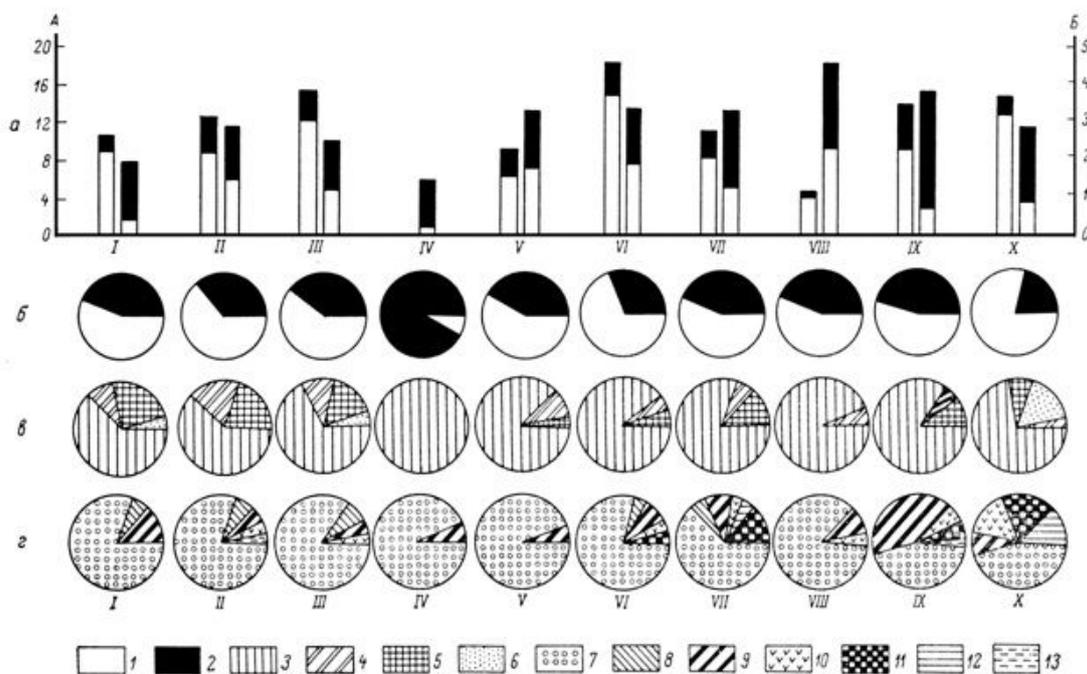


Рис. 2. Биоценологические группировки мелких млекопитающих Карельского Приладожья: I – сосняки лишайниковые; II – сосняки-зеленомошники; III – ельники-зеленомошники; IV – ельники заболоченные; V – смешанные хвойно-лиственные леса; VI – спелые лиственные леса; VII – лиственное мелколесье; VIII – вырубки; IX – луга и другие сельскохозяйственные угодья

Fig. 2. Biocenotic groups of small mammals of the Karelian Lake Ladoga region: I – lichen pine forests; II – green moss pine forests; III – green moss spruce forests; IV – swampy spruce forests; V – mixed coniferous-deciduous forests; VI – mature deciduous forests; VII – deciduous half-grown forests; VIII – clearings; IX – meadows and other agricultural lands

Изучение биоценологических группировок мелких млекопитающих Приладожья, их структуры и динамики во времени и пространстве позволяет констатировать своеобразную и неоднозначную роль различных биотопов, в частности коренных и антропогенных ландшафтов, в жизни популяций и всего смешанного населения землероек и грызунов (см. табл. 2). Так, если зеленомошные и травяные леса (сосняки и особенно ельники), как уже отмечалось выше, служат для большинства видов основными местообитаниями круглый год и населены стабильными по составу, хотя и немногочисленными группировками мелких млекопитающих, то производные биотопы, и прежде всего зарастающие вырубki и участки мелколесья, представляют для них временные, хотя и весьма важные местообитания, значение которых повышается лишь в годы подъемов численности. С этим связан выявленный нами специфический характер движения численности видов в коренных и антропогенных биотопах: при общей синхронности многолетних колебаний в антропогенном ландшафте они гораздо более резкие, чем в коренных лесах, где численность популяций более стабильна, хотя и держится на менее высоком уровне. Та же закономерность прослеживается и при анализе сезонных изменений численности зверьков. В коренных древостоях нарастание численности от весны к осени идет обычно более умеренными темпами и равномернее, чем в антропогенном ландшафте, куда при интенсивном размножении популяции в массе выселяются зверьки из соседних лесных биотопов. В ре-

зультате численность землероек и грызунов возрастает здесь быстрее и резче, причем в тем большей мере, чем активнее протекает репродукция популяции в целом. Напротив, в годы низкого уровня размножения численность зверьков в элементах антропогенного ландшафта увеличивается в основном за счет местного, обычно немногочисленного поголовья, и нарастание ее к концу сезона нередко даже менее выражено, чем в коренных биотопах. Таким образом, в коренных местообитаниях численность мелких млекопитающих более устойчива и колебания ее менее резкие, сглаженные, а в трансформированных, наоборот, население землероек и грызунов крайне динамично, нестабильно и испытывает резкие флуктуации численности по годам и особенно сезонам.

Сезонные изменения численности землероек-бурозубок несколько различаются по срокам и темпам в разные годы и в разных местообитаниях в зависимости от численности и состава населения, состояния, интенсивности размножения и уровня смертности популяции. Вместе с тем общая схема процесса сохраняется: численность зверьков резко нарастает от мая к июлю, достигает максимума в августе – сентябре, резко снижается к ноябрю – декабрю, стабилизируется зимой и вновь сокращается в апреле – мае (годовой минимум).

Уровень видового разнообразия мелких млекопитающих зависит и от плотности их населения (табл. 3, 4). В годы высокой численности группировки более выровненные, а в периоды депрессий отличаются неоднородностью.

Таблица 3. Численность (экз. на 100 ловушко-суток), индекс доминирования (доля в уловах), разнообразие и выровненность в годы с разным уровнем численности мелких млекопитающих по данным учетов ловушками

Вид	Высокая численность		Средняя численность		Низкая численность	
	экз. на 100 ловушко-суток	индекс доминирования	экз. на 100 ловушко-суток	индекс доминирования	экз. на 100 ловушко-суток	индекс доминирования
Обыкновенная бурозубка	3.76	0.395	1	0.338	0.1	0.453
Средняя бурозубка	0.06	0.006	0.08	0.026	0	0.016
Малая бурозубка	0.02	0.002	0.07	0.022	0.01	0.031
Равнозубая бурозубка	-	-	0.02	0.005	0	0.16
Водяная кутора	0.03	0.003	0	0.001	0	0
Лесная мышовка	0.02	0.002	0.05	0.016	0.01	0.025
Полевая мышь	0.02	0.002	-	-	0	0.008
Мышь-малютка	0.01	0.001	0	-	-	-
Рыжая полевка	4.72	0.496	1.33	0.448	0.09	0.409

Таблица 3. Продолжение

Вид	Высокая численность		Средняя численность		Низкая численность	
	экз. на 100 ловушко-суток	индекс доминирования	экз. на 100 ловушко-суток	индекс доминирования	экз. на 100 ловушко-суток	индекс доминирования
Красная полевка	0.2	0.021	0.16	0.052	0.01	0.031
Темная полевка	0.67	0.07	0.24	0.08	0.4	0.1081
Полевка-экономка	0.01	0.001	0.03	0.01	0	0.008
Всего	9.51	1	2.96	1	0.22	1
Число видов	11		11		10	
Разнообразие (H)	0.47		0.61		0.67	
Выровненность (e)	0.451		0.588		0.672	

Таблица 4. Численность (экз. на 10 канавко-суток), индекс доминирования (доля в уловах), разнообразие и выровненность в годы с разным уровнем численности мелких млекопитающих по данным учетов канавками

Вид	Высокая численность		Средняя численность		Низкая численность	
	экз. на 10 канавко-суток	индекс доминирования	экз. на 10 канавко-суток	индекс доминирования	экз. на 10 канавко-суток	индекс доминирования
Обыкновенная бурозубка	6.68	0.542	3.63	0.37	3.65	0.453
Средняя бурозубка	1	0.81	1.18	0.12	1.88	0.016
Малая бурозубка	1.8	0.146	1.28	0.13	1.6	0.031
Равнозубая бурозубка	0.03	0.003	0.05	0.005	0.03	0.016
Крошечная бурозубка	0.14	0.011	0.01	0.001	0.03	0
Водяная кутора	0.12	0.01	0.19	0.02	0.04	0.025
Лесная мышовка	0.48	0.039	0.55	0.056	0.87	0.008
Мышь-малютка	-	-	0.05	0.005	-	-
Лесной лемминг	0.11	0.009	0.42	0.043	-	0.409
Рыжая полевка	1.4	0.114	0.9	0.004	0.01	0.031
Темная полевка	0.54	0.044	0.038	0.038	0.4	0.181
Полевка-экономка	-	-	0.14	0.015	-	0.008
Число видов	12		14		11	
Разнообразие (H)	0.35		0.8		0.72	
Выровненность (e)	0.6		0.7		0.69	

В пределах одного и того же биотопа размещение землероек и грызунов носит мозаичный характер и сильно зависит от особенностей рельефа, состава и сомкнутости древостоя, развития подлеска и травянистой растительности, степени захламленности, количества и качества корма. В сомкнутых древостоях они тяготеют к редицам и опушкам, а в редкостойных лесах и на окраинах населенных пунктов – к тенистым захламленным участкам с богатым подлеском и группами кустарника. Увеличение стенотопности и выход в стации, затронутые деятельностью человека (вырубки, элементы культурного

ландшафта и др.) – черты, характерные для всех видов мелких млекопитающих, живущих в тайге у северных границ распространения (лесная мышовка, темная и обыкновенная полевки, малая бурозубка и др.).

В известной мере такая же тенденция проявляется у рыжей полевки и обыкновенной бурозубки, что позволяет рассматривать ее в качестве имеющей приспособительный смысл географической особенности биотопического размещения всего населения мелких млекопитающих изучаемого региона. Об увеличении стенотопности и «синантропизма» южных видов зверьков при расселении

их к северу сообщают Н. П. Наумов (1948), А. Н. Формозов (1948), Н. В. Башенина (1972, 1977) и Дж. Таст (Tast, 1968), отмечали это и мы (Ивантер, 1975, 2018).

Территориальное распределение отдельных видов и всего населения мелких млекопитающих в нашем регионе в целом отличается значительной динамичностью и закономерно трансформируется по сезонам и годам в связи с изменением численности популяций. Весной и в начале лета плотность населения зверьков минимальная и они концентрируются в оптимальных местообитаниях, чаще всего в богатых травяно-зеленомошных ельниках, в смешанных насаждениях по берегам ручьев и рек, на травяных опушках и в пределах культурного ландшафта (захламлинные и поросшие кустарником каменные гряды среди полей, обочины дорог, межи и прочие «неудобные земли» на полях и сенокосах). Летом по мере размножения и расселения молодняка отдельные «поселения» постепенно сливаются, и зверьки более или менее равномерно заселяют все подходящие биотопы. Осенью эта дисперсия особенно хорошо выражена, но к зиме животные вновь концентрируются в немногих «поселениях», и распределение их приобретает очаговый характер.

Еще отчетливее годовые изменения в характере биотопического размещения. В годы подъема численности население землероек и грызунов широко растекается по всей территории, они встречаются в самых разнообразных биотопах. В большей степени это характерно для молодых расселяющихся животных, тогда как зимовавшие более консервативны и придерживаются лишь наиболее благоприятных мест обитания. Совершенно иная картина наблюдается при депрессии численности зверьков. В этом случае популяция состоит из отдельных поселений (парцеллярных группировок), приуроченных к немногим лучшим участкам местности, и размещается неравномерно, мозаично. Такие оптимальные участки, получившие название «станции переживания» или «резерваты» вида (Наумов, 1948), обеспечивают возможность нормального существования немногочисленного сохранившегося поголовья даже в условиях пессимума и служат очагами восстановления численности при наступлении благоприятных условий. В монотонных ландшафтах таежной зоны их очень немного, поэтому перепады численности по годам достигают значительной величины, и прежде всего за счет длительных и глубоких депрессий.

Динамическая смена аспектов пространственного распределения с диффузного, равномерного при высокой численности зверьков, на мозаичный, лоскутный, в периоды депрессий имеет важное приспособительное значение и способствует процветанию и устойчивости вида. Этим путем достигается необходимый для репродукции контакт особей, удовлетворение их кормовых и защитных потребностей в условиях резкого сокращения численности, равномерное, без перенаселения и конкуренции, освоение среды обитания и заселение новых территорий при увеличении интенсивности размножения. Таким образом, территориальность является эффективным средством регулирования плотности населения и механизмом гомеостаза популяции.

Высокая лабильность пространственной структуры популяции и закономерная годовая и сезонная смена типов поселения в связи с динамикой численности в равной мере свойственны и всему населению мелких млекопитающих изучаемого региона, и каждому из рассматриваемых видов. Вместе с тем конкретный тип пространственной структуры популяции и процесс ее трансформации во времени имеют у различных видов свои особенности. Например, для популяций куторы, лесной мышовки, полевки-экономки, полевой мыши, мыши-малютки и домового мыши более характерен инсультарный тип пространственной структуры (по классификации В. Е. Флинта, 1972, 1977), отличающийся стабильно мозаичным распределением поселений; для красной полевки – калейдоскопический (термин Ю. В. Ковалевского и Э. И. Коренберга, 1974), главная особенность которого заключается в регулярном перемещении участков повышенного обилия зверьков; для темной и рыжей полевок и всех видов бурозубок – пульсирующий. При годовой и сезонной перестройке типа поселения с мозаичного на диффузный и обратно сохраняется сеть постоянных элементарных поселений в стадиях переживания. Все это отражает смешанный характер фауны, разнообразие ландшафтов и динамичность природных условий Карелии. Но поскольку пульсирующий тип пространственной структуры популяции присущ большинству таежных видов мелких млекопитающих, и притом видам наиболее многочисленным и широко распространенным, можно, следовательно, говорить о специфичности его для всего населения землероек и грызунов лесной зоны.

Прогрессирующее антропогенное воздействие на таежные природные комплексы

Восточной Фенноскандии привело к характерным изменениям в составе животного населения этого своеобразного региона, в т. ч. и такого важного компонента биоценоза, как мелкие млекопитающие. Наряду с приобретением фауной более южного облика в результате появления новых западноевропейских видов (полевая мышь, мышь-малютка, обыкновенная полевка и др.) и увеличения численности и расширения ареалов южных форм, заселивших Карелию в прошлом (рыжая полевка, малая бурозубка, лесная мышовка), сокращаются местообитания, пригодные для существования типичных северотаежных видов. При современных темпах хозяйственного освоения региона многие из этих животных не успевают приспособливаться к меняющейся

экологической обстановке, что влечет за собой сокращение численности и области распространения и в итоге – постепенное исчезновение ряда представителей сибирского таежного комплекса: лесного лемминга, красной и красно-серой полевок, средней бурозубки и др. Все это приводит к перестройке видовой структуры современной фауны мелких млекопитающих региона и к становлению нового фаунистического комплекса, характеризующегося более южным колоритом (в частности, преобладанием в его составе фаунистических элементов широколиственных лесов), качественной бедностью (за счет выпадения ряда северотаежных видов) и несущего отчетливые черты разнообразных и весьма существенных антропогенных воздействий (рис. 3).

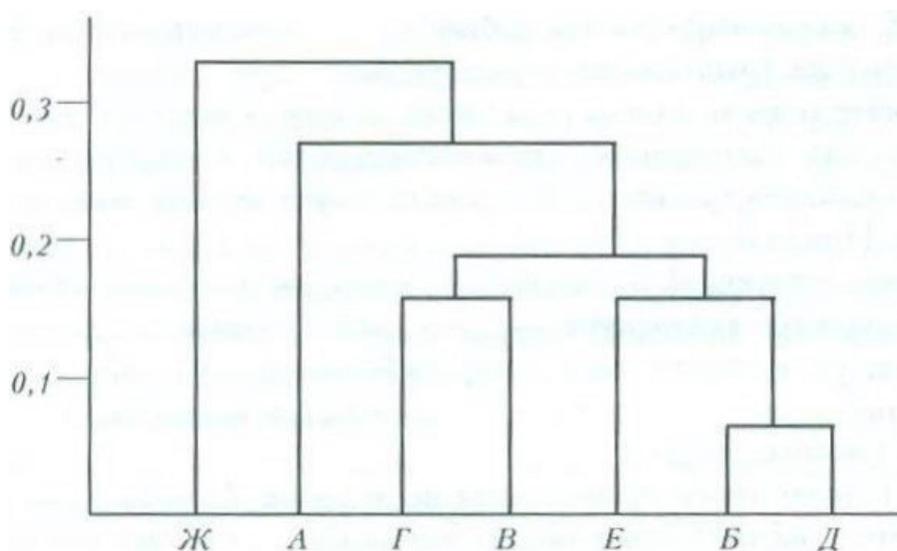


Рис. 3. Дендрограмма сходства биотопов по видовому составу мелких млекопитающих. По оси абсцисс – биотопы: А – лишайниковые сосняки, Б – сосняки зеленомошные, В – ельники, Г – спелые лиственные и смешанные леса, Д – лиственное мелколесье, Е – молодые зарастающие вырубki, Ж – граница сеяного луга с ольшаником. По оси ординат: мера различия между биотопами (коэффициент сходства Сьеренсена)

Fig. 3. Dendrogram of similarity of biotopes by species composition of small mammals. Along the abscissa axis – biotopes: А – lichen pine forests, Б – green moss pine forests, В – spruce forests, Г – mature deciduous and mixed forests, Д – deciduous undergrowth, Е – young overgrown clearcuts, Ж – boundary of sown meadow with alder forest. Along the ordinate axis: measure of difference between biotopes (Sorensen's similarity coefficient)

Заключение

Подводя итоги выполненным исследованиям, следует прежде всего подчеркнуть главный полученный нами вывод: выявленные нами пути приспособления мелких млекопитающих к среде обитания отличаются большой сложностью и многообразием и в каждом конкретном случае определяются как спецификой окружающей обстановки, так и популяционно-экологическими осо-

бенностями самих животных. Процесс адаптации затрагивает все уровни их организации – от молекулярного до биоценотического и имеет определенные различия в разных условиях существования у разных видов и популяций. Мелкие млекопитающие представляют особую жизненную форму, характеризующуюся сравнительно коротким жизненным циклом, высоким уровнем обмена веществ, несовершенством терморегуляции и повышенной чувствительностью к внеш-

ним воздействиям. Низкую индивидуальную стойкость и повышенную в связи с этим смертность от абиотических факторов они вынуждены компенсировать интенсификацией размножения, адаптивной гибкостью и в итоге увеличением групповой стойкости. Последнее достижимо только на пути приобретения совершенной популяционной организации, вот почему основным содержанием приспособительной эволюции мелких видов млекопитающих служит выработка групповых приспособительных реакций и разнообразных популяционных адаптаций, позволяющих им, несмотря на значительные потери вследствие слабой индивидуальной резистентности, успешно осваивать экстремальную среду обитания периферических зон ареала.

Предпринятый популяционно-экологический анализ многовидового населения мелких млекопитающих Северо-Восточного Приладожья показал высокую адаптированность этих животных к местным условиям и выявил у них целый комплекс специфических групповых приспособлений, многие из

которых хотя и не являются исключительной прерогативой таежных популяций, но проявляются здесь наиболее ярко и своеобразно. Условия северной периферии ареала с полным основанием можно отнести к экстремальным, и несмотря на что освоение их подчас проходит у отдельных видов мелких млекопитающих разными путями, главные направления адаптаций имеют общие особенности, присущие всем или большинству представителей этой группы животных. Так, для многих грызунов и землероек характерно увеличение стенотопности и выход в стаии, затронутые активной деятельностью человека. Экологическая структура северных популяций отличается динамичностью и закономерно перестраивается по сезонам и годам в связи с динамикой численности. При этом адаптивная стратегия периферических популяций постоянно находится в состоянии становления, и то обстоятельство, что полной приспособленности так и не достигается, определяет постоянную готовность видов к микроэволюционным перестройкам в ответ на изменения среды.

Библиография

- Башенина Н. В. Основные пути адаптации мышевидных грызунов (*Myomorpha*, *Rodentia*) : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск, 1972. 66 с.
- Башенина Н. В. Пути адаптаций мышевидных грызунов . М.: Наука, 1977. 294 с.
- Глотов И. Н., Ермаков Л. Н., Кузякин В. А. и др. Сообщества мелких млекопитающих Барабы . Новосибирск: Наука, 1978. 231 с.
- Ивантер Э. В. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала . М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 770 с.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР . Л.: Наука, 1975. 244 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Основы биометрии: введение в статистический анализ биологических явлений и процессов : Учеб. пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 1992. 168 с.
- Ковалевский Ю. В., Коренберг Э. И. Пространственная структура популяций лесных мышевидных грызунов в природных очагах болезней человека // Природноочаговые инфекции и инвазии. Вильнюс, 1974. С. 112–117.
- Наумов Н. П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов . М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 293 с.
- Одум Ю. Основы экологии . М.: Мир, 1975. 740 с.
- Флинт В. Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих . М.: Наука, 1977. 182 с.
- Флинт В. Е. Типы пространственной структуры популяций у мелких млекопитающих // Популяционная структура вида у млекопитающих. М.: Изд-во МГУ, 1972. С. 161–163.
- Формозов А. Н. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930–1940 гг. // Материалы по грызунам. М.: Изд-во МОИП, 1948. Вып. 3. С. 3–110.
- Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных в условиях существования в Субарктике. Т. 1. Млекопитающие . Свердловск, 1963. Вып. 33. 133 с. (Труды Института биологии Уральского филиала АН СССР).
- Hanski I. Metapopulation dynamics // *Nature*. 1998. Vol. 396 (6706). P. 41–49.
- Hanski I. *Metapopulation ecology*. Oxford; New York: Oxford University Press, 1999. 313 p.
- Hanski I., Simberloff D. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation // *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution*. Academic Press, 1997. P. 5–26.
- Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control // *Bulletin of the Entomological Society of America*. 1969. Vol. 15 (3). P. 237–240.
- Tast J. Influence of the root vole (*Microtus oeconomus* Pallas) upon the habitat selection of the field vole (*Microtus agrestis* L.) in Northern Finland // *Suomalais tiedekat*. 1968. Vol. A4, No 136. P. 1–23.

ECOLOGICAL STRUCTURE AND DYNAMICS OF THE POPULATION OF SMALL MAMMALS IN THE KARELIAN LADOGA REGION

IVANTER
Ernest Viktorovich

*DSc, KarSC RAS, Russia Karelia Petrozavodsk Pushkinskaya St., 11,
ivanter@petrsu.ru*

Keywords:

Karelia
population
dynamics of population
expansion to the North
anthropogenic impact

Summary: This report summarizes the results of a long-term (1965–2020) study of the population ecology of 19 species of small mammals in the Northeastern Ladoga region (Pitkyarantsky district of Karelia). This region represents for many of them the northern periphery of their range. The article analyzes the biocenotic groupings of the studied species of shrews and mouse-like rodents, their abundance, its dynamics and its determining factors, as well as the ecological and territorial structure of populations and their features associated with the habitat at the northern borders of the distribution. In a comparative ecological aspect, the landscape specifics of the impact of forest exploitation and other anthropogenic influences on the structure of habitats, the number and condition of populations of small mammals of the northern taiga are also affected. Attention is paid to the analysis of structural and population adaptations of species and the mechanisms of their expansion and consolidation in the North.

Received on: 22 October 2024

Published on: 23 December 2024

References

- Bashenina N. V. Main adaptation pathways of rodents (Myomorpha, Rodentia): Avtoref. dip. ... d-ra biol. nauk. Sverdlovsk, 1972. 66 p.
- Bashenina N. V. Ways of adaptations of mouse-like rodents. M.: Nauka, 1977. 294 p.
- Flint V. E. Spatial structure of small mammal populations. M.: Nauka, 1977. 182 p.
- Flint V. E. Types of spatial structure of populations in small mammals, Populyacionnaya struktura vida u mlekopitayuschih. M.: Izd-vo MGU, 1972. P. 161–163.
- Formozov A. N. Small rodents and insectivores of Sharyinsky district of the Kostroma region in the period 1930–1940, Materialy po gryzunam. M.: Izd-vo MOIP, 1948. Vyp. 3. P. 3–110.
- Glotov I. N. Erdakov L. N. Kuzyakin V. A. Small mammal communities of Baraba. Novosibirsk: Nauka, 1978. 231 p.
- Hanski I. Metapopulation dynamics, Nature. 1998. Vol. 396 (6706). P. 41–49.
- Hanski I. Metapopulation ecology. Oxford; New York: Oxford University Press, 1999. 313 p.
- Hanski I., Sinberloff D. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation, Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution. Academic Press, 1997. P. 5–26.
- Ivanter E. V. Korosov A. V. Fundamentals of biometrics: an introduction to statistical analysis of biological phenomena and processes: Ucheb. posobie. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 1992. 168 p.
- Ivanter E. V. Essays on the population ecology of small mammals at the northern periphery of their range. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2018. 770 p.
- Ivanter E. V. Population ecology of small mammals of the taiga North-West of the USSR. L.: Nauka, 1975. 244 p.
- Kovalevskiy Yu. V. Korenberg E. I. Spatial structure of populations of forest mouse-like rodents in natural foci of human diseases, Prirodnoochagovye infekcii i invazii. Vil'nyus, 1974. P. 112–117.
- Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control, Bulletin of the Entomological Society of America. 1969. Vol. 15 (3). P. 237–240.
- Naumov N. P. Essays on the comparative ecology of mouse-like rodents. M.; L.: Izd-vo AN SSSR, 1948. 293 p.
- Odum Yu. Fundamentals of Ecology. M.: Mir, 1975. 740 p.
- Shvarc S. S. Ways of adaptation of terrestrial vertebrates to the conditions of existence in the Subarctic. Vol. 1. Mammals. Sverdlovsk, 1963. Vyp. 33. 133 p. (Trudy Instituta biologii Ural'skogo filiala AN SSSR).
- Tast J. Influence of the root vole (*Microtus oeconomus* Pallas) upon the habitat selection of the field vole (*Microtus agrestis* L.) in Northern Finland, Suomalais tiedekat. 1968. Vol. A4, No 136. P. 1–23.



УДК УДК 574.42

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА КРАТКОСРОЧНОЙ ДИНАМИКИ И ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПУЛОВ И ПОТОКОВ УГЛЕРОДА В УСЛОВИЯХ ЭКОСИСТЕМ ПОЙМЫ РЕКИ СЕЙМ (НА ПРИМЕРЕ КУРСКОЙ ОБЛАСТИ)

НЕВЕДРОВ
Николай Петрович

кандидат биологических наук, Курский государственный университет, ул. Радищева, 33, Курск, 305000, Российская Федерация, 9202635354@mail.ru

ПРОТАСОВА
Марина Викторовна

кандидат биологических наук, Курский государственный университет, ул. Радищева, 33, Курск, 305000, Российская Федерация, protasova2012@yandex.ru

Ключевые слова:
почвенная эмиссия CO₂
аллювиальные почвы
прирусловая часть
поймы реки
срединная часть поймы
реки
корневое и микробное
дыхание
углерод фитомассы
запас углерода в почве

Аннотация: Оценка пулов и потоков углерода в условиях экосистем различного типа и масштаба повышает надежность национальной и глобальной оценки нетто-стока и нетто-поглощения углерода, а также уточняет возможность применения тех или иных технологий управления углеродным балансом. Цель работы заключается в исследовании краткосрочной динамики и пространственной изменчивости эмиссии углерода с поверхности аллювиальных темногумусовых почв и секвестрации углерода в травянистой растительности в условиях поймы реки Сейм. Приводятся данные об эколого-функциональном состоянии почвенно-растительного покрова в различных элементах поймы реки Сейм. В исследуемых участках поймы почвенный пул углерода характеризуется высокой пространственной изменчивостью, обусловленной локальными особенностями мезорельефа, динамикой русловых процессов и видовым разнообразием травянистой растительности, тогда как пул углерода фитомассы слабо варьирует в пространстве. Скорости эмиссии CO₂ с поверхности аллювиальных темногумусовых почв в последней декаде июня – первой декаде июля могут варьировать в достаточно широких пределах – от 9.6 до 28.7 г CO₂ м⁻² сут⁻¹. В летние месяцы (июнь и июль) экосистемы поймы реки Сейм с контрастными эдафическими, биоценотическими, орографическими и гидрологическими условиями являются устойчивым стоком углерода, в которых разница между секвестрацией CO₂ и его эмиссией в атмосферу колеблется в пределах 7.5 ± 0.8 – 10.8 ± 0.7 г CO₂ м⁻² сут⁻¹.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 18 октября 2024 года

Подписана к печати: 23 декабря 2024 года

Введение

Процессы выделения и секвестрации углерода в условиях повышенной variability экологических факторов внутри отдельно взятого ландшафта весьма изменчивы как во времени, так и в пространстве (Бобрик, 2011; Гальченко и др., 2008; Гарькуша и др., 2011; Глаголев и др., 2014; Новиков и др., 2007; Batjes, 1996).

Пойменные ландшафты характеризуются повышенной variability орографических, гидротермических, эдафических и фитоценологических условий, которые обуславливают изменчивость углеродного цикла. Исследование процессов временной и пространственной изменчивости пулов и потоков углерода в пойменных ландшафтах различных биомов позволит не только уточнить их вклад в эмиссию и поглощение парниковых газов, но и определить возможность их использования в целях регулирования изменений климата (Федоров и др., 2021; Мильхеев, 2023; Кудеяров, 2015; Курганова, 2010; Курганова и др., 2019).

Регионально-типологические особенности хозяйственного использования пойменных ландшафтов во многом определяют изменчивость углеродного цикла в них. На территории Курской области пойменный тип местности занимает площадь 4283.3 км², что составляет 14.3 % территории региона. В большей своей части пойменные ландшафты Курской области обладают вы-

соким природным потенциалом, хорошей влагообеспеченностью, высокой степенью сохранности естественных природных комплексов (лугов и лесов) и высокой степенью саморегуляции. Около 50 % пойменных ландшафтов относятся к эколого-стабилизирующим угодьям. Тем не менее весомая доля пойменных ландшафтов региона также подвержена антропогенной трансформации, вызванной распашкой полей, размещением населенных пунктов, интенсивным выпасом скота, химическим загрязнением (Горохова, Михно, 2011; Федоров и др., 2021).

Луговые экосистемы речных пойм обладают достаточно высокой продуктивностью и способны запасать значительное количество органического углерода. Контроль и регулирование антропогенной нагрузки на пойменные ландшафты позволит им функционировать в качестве устойчивого стока углерода (Федоров и др., 2021; Мильхеева, 2011; Tang et al., 2020).

Цель работы – экологическая оценка эмиссии C-CO₂ с поверхности темногумусовых аллювиальных почв и секвестрации углерода в травянистой растительности в условиях поймы реки Сейм.

Материалы

Объектом исследования являются луговые экосистемы поймы реки Сейм в районе села Малютино Курчатовского района Курской области (рис. 1).



Рис. 1. Географическое положение участков исследования: крестики – срединная часть поймы, галочки – прирусловая часть поймы (screenshot Яндекс-карты)

Fig. 2. Geographical location of the study areas: crosses – middle part of the floodplain, check marks – riverbed part of the floodplain (screenshot Yandex map)

Ключевые участки почвенного экологического мониторинга локализовались в более гидроморфной прирусловой части поймы, а также в геоморфологически возвышенной и, соответственно, менее гидроморфной срединной части поймы. Исследования проводились в 2024 г. В каждом исследуемом элементе поймы закладывалось по пять репрезентативных участков, на которых оценивалось функционально-экологическое состояние почвенного и растительного пулов углерода.

Методы

Почвенный покров исследовали профильным методом. Физические, физико-химические и химические свойства почв определялись с использованием общепринятых методик и оборудования: окраска – по Mansell, гранулометрический состав – методом шнура, плотность сложения – пенетрометром Wile Soil, $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ – согласно ГОСТ 26423-85, содержание органического вещества – ГОСТ 26213-2021.

Скорость почвенных потоков CO_2 оценивали *in situ* камерным методом с использованием инфракрасного газоанализатора в последнюю декаду июня и первую декаду июля (ежедневно в пятикратной повторности на каждом участке). Площадь ограничительного пластикового кольца, врезанного в почву, – 314 см^2 , объем закрытой измерительной камеры для замеров потоков – 6200 см^3 , камера оснащена инфракрасным газоанализатором модели AZ 7752. Температуру почв измеряли термометром Checktemp HI98501, влажность почв – почвенным влагомером МГ-44 (Nevdov et al., 2021). Проводилось также отдельное определение корневого и микробного дыхания с одновременным использованием трех стандартных методов: извлечения корней, интеграции компонентов, субстрат-индуцированного дыхания (СИД), описанных в (Неведров и др., 2024).

Определение скорости микробного и корневого дыхания проводилось в пятикратной повторности в течение трех суток при ясной погоде в интервале времени с 9:00 до 13:00. Скорость корневого и микробного дыхания, а также скорость эмиссии CO_2 выражали в $\text{г CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ сут}^{-1}$.

Биомассу и флористический состав исследовали трансектным методом. Отбор образцов биомассы растений осуществлялся в третьей декаде июня в десятикратной повторности для каждого элемента исследуе-

мой поймы р. Сейм. Площадь отбора фитомассы для каждой повторности составляла 0.5 м^2 .

Оценку экосистемного дыхания проводили с использованием прозрачной акриловой герметичной камеры объемом 0.25 м^3 , оснащенной четырьмя разнонаправленными вентиляторами с электрическим приводом (для перемешивания воздуха внутри), датчиками температуры и влажности и инфракрасным газоанализатором. Камера при помощи лопатки врезалась в почву на глубину 3–5 см. Растительный покров не повреждался. Замеры проводили параллельно с замерами почвенного дыхания. Время экспозиции камеры при замерах составляло 5 минут.

Запасы углерода в почвенном пуле и пуле фитомассы оценивали согласно (Методические указания..., 2017).

Статистическая обработка данных проводилась с применением средств пакета анализа прикладных программ Microsoft Office 2010 (Microsoft Excel).

Результаты

Исследование растительного покрова участков поймы позволило установить различия в видовом составе прирусловой и срединной частей поймы реки Сейм. В более низкой прирусловой пойме основу травостоя составляли *Carex praecox*, *Elytrigia repens*, *Poa angustifolia*, *Lotus corniculatus*, *Rumex acetosa*, *Artemisia vulgaris*, *Medicago lupulina*, *Trifolium pratense*, *Trifolium repens*. Возвышенные участки срединной поймы были представлены мелкотравной типчаковой растительностью. Здесь в травостое преобладали *Festuca valesiaca*, *Festuca rubra*, *Poa angustifolia*, *Sedum acre*, *Potentilla argentea*, *Trifolium pratense*, *Agrostis tenuis*, *Plantago media*, *Elytrigia repens*, *Galium mollugo*, *Galium verum*, *Convolvulus arvensis* (Полуянов, 2005).

Расчитанный индекс разнообразия Симпсона (D) позволил установить, что видовое разнообразие срединной части поймы ($D = 8.86$) было несколько выше, чем видовое разнообразие прирусловой поймы ($D = 6.51$).

По результатам проведенной почвенной съемки на исследуемых участках прирусловой и срединной поймы были диагностированы аллювиальные темногумусовые почвы (Eutric Fluvisols), имеющие различия в морфологических, физических и химических свойствах (рис. 2, табл. 1).



Рис. 1. Географическое положение участков исследования: крестики – срединная часть поймы, галочки – прирусловая часть поймы (screenshot Яндекс-карты)

Fig. 2. Geographical location of the study areas: crosses – middle part of the floodplain, check marks – riverbed part of the floodplain (screenshot Yandex map)

Аллювиальная темногумусовая средне-суглинистая почва срединной части поймы имела следующие морфологические свойства:

А₀ (0–5 см) – 10YR 2/2, дернина обильно пронизана корнями растений, влажноватая, рыхлая, переход четкий по плотности и количеству неразложившейся мортмассы;

AU (6–40 см) – 10YR 3/2, свежий, плотный, порошисто-зернистая, среднесуглинистый, обильно пронизан корнями и ходами роющей мезофауны, встречаются карбонатные новообразования в виде белоглазки и редко журавчиков (вскипают от 10 % HCl), переход постепенный по окраске, структуре и механическому составу;

С (41–110 см) – основная окраска горизонта – 10YR 4/3, дополнительная – в слое на глу-

бине 65–74 см (слой белесого отмытого кварцевого песка с вкраплениями железистых примазок) – 10YR 6/4, верхняя часть горизонта имеет гумусовые затеки в виде вертикальных тяжей 5–8 см толщиной до 1 см, супесчаный, бесструктурный, железистые примазки – обильно, раковины моллюсков.

Репрезентативный разрез аллювиальной темногумусовой глеевой среднесуглинистой почвы прирусловой части поймы имел следующее строение профиля:

А₀ (0–3 см) – 10YR 3/2, дернина обильно пронизана корнями растений, влажноватая, рыхлая, переход четкий по плотности и количеству неразложившейся мортмассы;

AU (4–63 см) – 10YR 3/2, влажный, плотный, среднесуглинистый, мелкоореховатая, нижняя часть мелко-призматическая, рако-

вины брюхоногих и двустворчатых моллюсков, корни, ходы червей (мало), железистые примазки, умеренно вскипает от 10 % HCl с глубины 30 см. На глубине 40–42 см слой очень плотного песка белесых тонов 10YR 5/3, влажный, плотный, бесструктурный, с железистыми примазками, супесчаный. В нижней части горизонта наблюдаются пленки оглеения на поверхностях структурных отдельностей, переход постепенный по окраске и плотности;

CG (64–120 см) – CLEY 1 2,5/10, свежий, легкосуглинистый, крупноореховатая, обильно раковины моллюсков, иногда корни, железистые примазки 2 × 2 см очень обильно.

Синлитогенный характер почвообразования в условиях поймы реки, сопровождающийся регулярными и спорадическими разливами рек с отложением различного по дисперсии аллювия, обуславливает имеющуюся слоистость почв по механическому составу (см. табл. 1).

Таблица 1. Физические, химические и физико-химические свойства аллювиальных почв в условиях исследуемых ключевых участков поймы реки Сейм

Горизонт (мощность слоя, см)	Гранулометрический состав	Плотность, г/см ³	Органическое вещество, %	pH(H ₂ O)	Eh, мВ
Срединная часть поймы р. Сейм аллювиальная темногумусовая среднесуглинистая почва					
AU (15)	Средний суглинок	1.1 ± 0.1	3.2 ± 0.2	7.1 ± 0.1	350 ± 11
AU (25)	Средний суглинок	1.1 ± 0.1	4.1 ± 0.3	7.5 ± 0.1	317 ± 7
C (20)	Супесчаный	0.9 ± 0.1	1.2 ± 0.1	7.6 ± 0.2	283 ± 14
C (9)	Песчаный	0.8 ± 0.1	0.6 ± 0.1	7.6 ± 0.2	275 ± 10
C (36)	Супесчаный	1.0 ± 0.2	0.6 ± 0.2	7.7 ± 0.1	274 ± 12
Приусловая часть поймы р. Сейм аллювиальная темногумусовая глеевая среднесуглинистая почва					
AU (37)	Средний суглинок	1.1 ± 0.2	1.6 ± 0.2	7.2 ± 0.2	305 ± 10
AU (2)	Песчаный	1.0 ± 0.1	0.6 ± 0.1	7.6 ± 0.1	244 ± 9
AU (21)	Средний суглинок	1.0 ± 0.1	0.9 ± 0.1	7.8 ± 0.2	268 ± 12
CG (56)	Легкий суглинок	0.8 ± 0.1	1.3 ± 0.2	7.5 ± 0.1	288 ± 16

Показатель плотности сложения почв находился в зависимости от гранулометрического состава и достигал более высоких значений (1.1 г/см³) в среднесуглинистых горизонтах и их слоях.

По содержанию органического вещества исследуемые почвы относились к группировкам с низким (2–4 %) и малым (1–2 %) содержанием. Оба рассматриваемых профиля не имели убывающего к низу профиля характера распределения, что характерно для почв аллювиального ряда. В аллювиальной темногумусовой глеевой почве на глубине 100 см содержание гумусу составляло 1.3 %.

Реакция среды в исследуемых почвах нейтральная или слабощелочная. Отмечалось четко выраженное уменьшение значений водородного показателя к низу профиля, что обусловлено насыщенностью основаниями нижних горизонтов (см. табл. 1).

По показателю Eh в верхних горизонтах аллювиальных почв диагностированы слабовосстановительные условия, а в нижних – умеренно восстановительные. Стоит отметить, что для почв приусловой поймы были характерны более низкие значения показателя Eh, что подтверждает наличие более

гидроморфных условий почвообразования, чем в геоморфологически более высоких участках срединной части поймы. Однако в горизонтах C и CG исследуемых почв значения показателя Eh статистически не различались и колебались в диапазоне 274–288 мВ (см. табл. 1).

Скорость потоков диоксида углерода с поверхности почв ключевых участков поймы характеризовалась как пространственной изменчивостью, так и временной динамикой. Колебания показателя за относительно короткий период (7 суток) составляли от 9.6 до 26.0 г CO₂ м⁻² сут⁻¹ с поверхности почв срединной поймы и от 13.3 до 28.7 г CO₂ м⁻² сут⁻¹ – приусловой поймы, что обусловлено как контрастностью климатических условий в данный период (осадки и переменная облачность), так и разностью почвенных условий в различных элементах поймы. Средние значения эмиссии CO₂ с поверхности исследуемых почв за 7 суток в притеррасной и срединной пойме статистически не различались, хотя в отдельно взятые дни существенные различия между ними все-таки наблюдались (рис. 3).

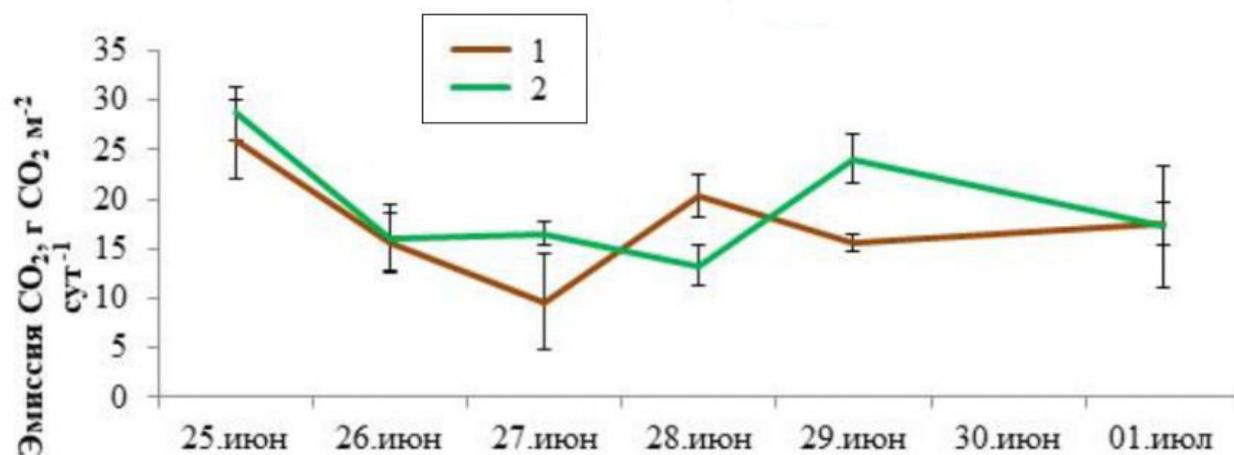


Рис. 3. Краткосрочная динамика эмиссии CO₂ с поверхности аллювиальных темногумусовых почв поймы р. Сейм (1 – срединная пойма, 2 – прирусловая пойма)

Fig. 3. Short-term dynamics of CO₂ emissions from the surface of alluvial dark humus soils of the Seim River floodplain (1 – middle floodplain, 2 – riverine floodplain)

Такие различия объясняются скоростью изменения гидротермических условий в разных частях поймы. Например, в геоморфологически более низких участках поймы более значительно был выражен гидроморфизм почв; возвышенности, как правило, лучше дренированы и почвы здесь стреми-

тельнее теряют влагу.

Вклад микробного дыхания в общий поток диоксида углерода с поверхности почв на исследуемых участках составлял от 67.6 до 72.5 % (табл. 2), что является вполне характерным для почв пойменных экосистем (Федоров и др., 2021).

Таблица 2. Вклад автотрофного и гетеротрофного дыхания в общий поток CO₂ с поверхности аллювиальных темногумусовых почв поймы р. Сейм, измеренный методами раздельного и совместного определения

Метод определения	Срединная пойма		Прирусловая пойма	
	вклад корневого дыхания, %	вклад микробного дыхания, %	вклад корневого дыхания, %	вклад микробного дыхания, %
Метод извлечения корней	28.4	71.6	32.4	67.6
Метод интеграции компонентов	29.8	70.2	30.8	69.2
Метод СИД	27.5	72.5	31.5	68.5

Вклад корневого компонента почвенного дыхания в общий поток CO₂ из исследуемых почв прирусловой и срединной поймы различался незначительно. Это можно объяснить незначительными различиями в показателях сырой и сухой массы растений. В срединной пойме показатель сухой массы растений составлял 575.2 ± 48.0 г/м², а в прирусловой – 585.7 ± 60.2 г/м² при относительной влажности биомассы 52 % и 60 % соответственно.

Запасы углерода в метровой толще почв притеррасной части поймы р. Сейм составляли 83.2 ± 6.4 т/га и были на 32.7 % меньше,

чем в метровой толще более автоморфных почв срединной части поймы (123.6 т/га). Разница между запасами углерода, сформированными исключительно в темногумусовых горизонтах (AU) исследуемых почв, была еще более значительной и достигала 48.5 % (96.0 т/га в почве срединной поймы и 49.4 т/га в почве прирусловой поймы). В свою очередь, запасы органического углерода в пуле фитомассы травянистых растений на исследуемых участках срединной и прирусловой поймы не имели статистически значимых различий и составляли 22.5 и 22.9 т/га соответственно.

Полученные экспериментальные данные об экосистемных потоках CO_2 в условиях прирусловой и срединной частей поймы р. Сейм свидетельствовали о преобладании секвестрации CO_2 над экосистемной эмиссией CO_2 в атмосферу. В исследуемый период (июнь – июль) в дневное время экосистемы притеррасной и прирусловой пойм являлись устойчивым стоком углерода. Разница между секвестрацией CO_2 и его эмиссией в исследуемых экосистемах срединной поймы составляла $7.5 \pm 0.8 \text{ г } \text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ сут}^{-1}$, в то время как в прирусловой части поймы она достигала $10.8 \pm 0.7 \text{ г } \text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ сут}^{-1}$.

Обсуждение

Полученные значения корневого и микробного дыхания в условиях темногумусовых среднесуглинистых глееватых почв по всем трем методам определения практически не различались в пределах одного элемента поймы. В то время как полученные ранее данные о вкладе источников почвенного дыхания в общий почвенный поток CO_2 с поверхности легких альфегумусовых почв (подзолы иллювиально-железистые песчаные) в лесных экосистемах надпойменных террас р. Сейм сильно различались и зависели от метода исследования (Неведров и др., 2024). Это можно объяснить разницей фенологического состояния, различиями в биомассе корневых систем растений и особенностями пространственного распределения корней в почве. В луговых фитоценозах выше биологическое разнообразие, корни травянистых растений в поверхностном слое распределяются более равномерно, формируя более значительные по объему и площади ризосферу и ризоплан (Артамонова, Потатуркина-Нестерова, 2013).

Экологические условия (водно-воздушный режим почв) в более автоморфных темногумусовых иллювиальных почвах высоких участков срединной поймы способствовали более интенсивному гумусообразованию и накоплению углерода в почвенном профиле, чем в темногумусовых иллювиальных глееватых почвах поймы с контрастно выражен-

ными гидроморфными условиями почвообразования. Таким образом, можно констатировать, что иллювиальные почвы поймы р. Сейм имеют повышенную пространственную вариабельность в накоплении углерода, которая преимущественно контролируется геоморфологическими и гидрографическими факторами.

Стоит отметить, что для оценки влияния формируемой биомассы фитоценозами исследуемых участков поймы на накопление углерода в почвах необходимо владеть данными сезонной динамики показателя биопродуктивности, который может отличаться ввиду установленных различий в биологическом разнообразии исследуемых участков поймы (Ермакова, Сугоркина, 2000).

Превалирование показателя секвестрационной активности фитоценозов прирусловой поймы над фитоценозами срединной поймы можно объяснить разницей в фотосинтетической активности, обусловленной спецификой видового состава.

Заключение

В исследуемых участках поймы реки Сейм почвенный пул углерода характеризовался высокой пространственной изменчивостью, обусловленной локальными особенностями мезорельефа, динамикой русловых процессов и видовым разнообразием травянистой растительности, тогда как пул углерода фитомассы слабо варьировал в пространстве. Иллювиальные темногумусовые глееватые почвы обладают сравнительно меньшим запасом углерода (на 32.7–48.5 % меньше), чем иллювиальные темногумусовые почвы. При относительно равных значениях скорости почвенной эмиссии CO_2 растительные сообщества более низких участков прирусловой поймы поглощали на $3.3 \text{ г } \text{м}^{-2} \text{ сут}^{-1}$ больше атмосферного CO_2 , чем растительность срединной поймы. В светлое время суток в конце июня – начале июля исследуемые экосистемы поймы реки Сейм с контрастными эдафическими, биоценотическими, орографическими и гидрологическими условиями являлись стоком углерода.

Библиография

- Артамонова М. Н., Потатуркина-Нестерова Н. И. Характеристика микробного сообщества ризосферы и ризопланы *Cucurbita pepo* L. // Фундаментальные исследования. 2013. № 10–14. С. 3067–3070. URL: <https://fundamental-research.ru/ru/article/view?id=32960> (дата обращения: 25.09.2024).
- Бобрик А. А. Продукция углекислого газа почвами северных экосистем Западной Сибири // Почвы в условиях природных и антропогенных стрессов: Материалы Всерос. науч. конф. «XIV Докучаевские молодежные чтения» / Под ред. акад. Б. Ф. Апарина. СПб: Изд. дом С.-Петербургского гос. ун-та, 2011. С. 293–294.

- Гальченко В. Ф., Дулов Л. Е., Крамер Б., Конова Н. И., Барышева С. В. Биогеохимические процессы цикла метана в почвах, болотах и озерах Западной Сибири // Микробиология. 2008. № 2. С. 215–225.
- Гарькуша Д. Н., Фёдоров Ю. А., Тамбиева Н. С. Эмиссия метана из почв Ростовской области // Аридные экосистемы. 2011. Т. 17, № 4 (49). С. 44–52. DOI: 10.1134/s2079096111040056
- Глаголев М. В., Сабреков А. Ф., Ответ А. В., Смагину: II. Углеродный баланс России // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. 2014. Т. 5, № 2. С. 50–70.
- Горохова Е. А., Михно В. Б. Современная структура и трансформация ландшафтов Курской области // Вестник ВГУ. Серия: География. Геоэкология. 2011. № 2. С. 17–25.
- Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Мониторинг луговой растительности в пойме реки Угры // Ботанический журнал. 2000. Т. 85, № 12. С. 50–59.
- Кудеяров В. Н. Современное состояние углеродного баланса и предельная способность почв к поглощению углерода на территории России // Почвоведение. 2015. № 9. С. 1049–1060. DOI: 10.7868/S0032180X15090087
- Курганова И. Н. Эмиссия и баланс диоксида углерода в наземных экосистемах России : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2010. 50 с.
- Курганова И. Н., Лопес де Гереню В. О., Жиенгалиев А. Т., Кудеяров В. Н. Углеродный бюджет степных экосистем России // Доклады Академии наук. 2019. № 6. С. 732–735. DOI: 10.31857/s0869-56524856732-735
- Методические указания по количественному определению объема поглощения парниковых газов . Утверждены распоряжением Минприроды России от 30.06.2017 № 20-р. URL: <https://docs.cntd.ru/document/456079177?ysclid=m4ib4ayb8t817393853> (дата обращения: 10.10.2024).
- Мильхеев Е. Ю. Сезонная динамика эмиссии CO₂ из аллювиальных луговых почв дельты р. Селенги // Природа Внутренней Азии. 2023. № 4 (26). С. 41–47. DOI: 10.18101/2542-0623-2023-4-41-47
- Неведров Н. П., Протасова М. В., Довидович Е. Д., Кузнецова Е. А., Байдак Е. А. Экологическая оценка вклада дыхания корней растений и почвенной микробиоты в потоки CO₂ из подзолов и дерново-подзолов песчаных в надпойменных террасах реки Сейм // АгроЭкоИнфо: Электронный научно-производственный журнал. 2022. № 4. URL: http://agroecoinfo.ru/STATYI/2022/4/st_407.pdf (дата обращения: 10.10.2024).
- Новиков Н. Н., Степанов А. Л., Поздняков А. И., Лебедева Е. В. Сезонная динамика эмиссии CO₂, CH₄, N₂O и NO из торфяных почв поймы р. Яхромы // Почвоведение. 2007. № 7. С. 867–874.
- Полуянов А. В. Флора Курской области . Курск: Изд-во КГУ, 2005. 264 с.
- Федоров Ю. А., Сухоруков В. В., Трубник Р. Г. Аналитический обзор: эмиссия и поглощение парниковых газов почвами. Экологические проблемы // Антропогенная трансформация природной среды. 2021. Т. 7, № 1. С. 6–33.
- Batjes N. H. Total carbon and nitrogen in the soils of the world // European Journal of Soil Science. 1996. № 47. P. 151–163.
- Nevedrov N. P., Sarzhanov D. A., Protsenko E. P., Vasenev I. I. Seasonal Dynamics of CO₂ Emission from Soils of Kursk // Eurasian Soil Science. 2021. Vol. 54, № 1. P. 80–88.
- Tang X., Du J., Shi Y. et al. Global Patterns of Soil Heterotrophic Respiration – A Metaanalysis of Available Dataset // Catena. 2020. Vol. 191. P. 104574.

ECOLOGICAL ASSESSMENT OF SHORT-TERM DYNAMICS AND SPATIAL VARIABILITY OF CARBON POOLS AND FLUXES IN THE CONDITIONS OF THE SEIM RIVER FLOODPLAIN ECOSYSTEMS (ON THE EXAMPLE OF KURSK REGION)

NEVEDROV
Nikolai Petrovich

Ph.D., Kursk State University, 33 Radishcheva St. Kursk 305000 Russian Federation, 9202635354@mail.ru

PROTASOVA
Marina Victorovna

Ph.D., Kursk State University, 33 Radishcheva St. Kursk 305000 Russian Federation, mar.protasova2012@yandex.ru

Keywords:

soil CO₂ emission
fluvisols
riverbed part of the floodplain
middle part of river floodplain
root and microbial respiration
phytomass carbon
carbon stock in soil

Summary: The assessment of carbon pools and fluxes in ecosystems of different types and scales increases the reliability of national and global assessments of net carbon inflow and net carbon absorption, and clarifies the possibility of using certain carbon balance management technologies. The aim of the work is to study the short-term dynamics and spatial variability of carbon emissions from the surface of alluvial dark humus soils (Eutric Fluvisols) and carbon sequestration in grassy vegetation in the Seim River floodplain. The paper presents the data on the ecological and functional state of the soil and vegetation cover in various elements of the Seim River floodplain. In the studied areas of the floodplain, the soil carbon pool is characterized by high spatial variability due to local features of the mesorelief, dynamics of river bed evolution and the species diversity of herbaceous vegetation, while the carbon pool of phytomass varies slightly in space. The rates of CO₂ emission from the surface of alluvial dark humus soils (fluvisols) in the last decade of June – the first decade of July can vary quite widely – from 9.6 to 28.7 g CO₂ m⁻² day⁻¹. In the summer months (June and July), the ecosystems of the Seim River floodplain with contrasting edaphic, biocenotic, orographic and hydrological conditions are a stable carbon sink, in which the difference between CO₂ sequestration and its emission into the atmosphere ranges from 7.5 ± 0.8 to 10.8 ± 0.7 g CO₂ m⁻² day⁻¹.

Received on: 18 October 2024

Published on: 23 December 2024

References

- Artamonova M. N. Nesterova N. I. Characteristics of the rhizosphere and rhizoplane microbial community of *Cucurbita pepo* L., *Fundamental'nye issledovaniya*. 2013. No. 10–14. P. 3067–3070. URL: <https://fundamental-research.ru/ru/article/view?id=32960> (data obrascheniya: 25.09.2024).
- Batjes N. H. Total carbon and nitrogen in the soils of the world, *European Journal of Soil Science*. 1996. No. 47. P. 151–163.
- Bobrik A. A. Carbon dioxide production by soils of northern ecosystems of Western Siberia, *Pochvy v usloviyah prirodnyh i antropogennyh stressov: Materialy Vserop. nauch. konf. «XIV Dokuchaevskie molodezhnye chteniya»*, Pod red. akad. B. F. Aparina. SPb: Izd. dom S, Peterburgskogo gop. un-ta, 2011. P. 293–294.
- Ermakova I. M. Sugorkina N. S. Monitoring of meadow vegetation in the floodplain of the Ugra River, *Botanicheskiy zhurnal*. 2000. T. 85, No. 12. P. 50–59.
- Fedorov Yu. A. Suhorukov V. V. Trubnik R. G. Analytical review: emission and absorption of greenhouse gases by soils. *Environmental concerns, Antropogennaya transformaciya prirodnoy sredy*. 2021. T. 7, No. 1. P. 6–33.
- Gal'chenko V. F. Dulov L. E. Kramer B. Konova N. I. Barysheva S. V. Biogeochemical processes of methane

- cycle in soils, swamps and lakes of Western Siberia, *Mikrobiologiya*. 2008. No. 2. P. 215–225.
- Gar'kusha D. N. Tambieva N. S. Methane emission from soils of the Rostov region, *Aridnye ekosistemy*. 2011. T. 17, No. 4 (49). P. 44–52. DOI: 10.1134/s2079096111040056
- Glagolev M. V. Sabrekov A. F. Otvet A. V. II. Answer to A.V. Smagin: II. Russia's carbon balance, *Dinamika okruzhayushey srede i global'nye izmeneniya klimata*. 2014. T. 5, No. 2. P. 50–70.
- Gorohova E. A. Mihno V. B. The modern structure and transformation of the landscapes of the Kursk region, *Vestnik VGU. Seriya: Geografiya. Geoekologiya*. 2011. No. 2. P. 17–25.
- Kudeyarov V. N. The current state of the carbon balance and the marginal ability of soils to absorb carbon in Russia, *Pochvovedenie*. 2015. No. 9. P. 1049–1060. DOI: 10.7868/S0032180X15090087
- Kurganova I. N. Gerenyu V. O. Zhiengaliev A. T. Kudeyarov V. N. Carbon budget of steppe ecosystems of Russia, *Doklady Akademii nauk*. 2019. No. 6. P. 732–735. DOI: 10.31857/s0869-56524856732-735
- Kurganova I. N. Carbon dioxide emission and balance in terrestrial ecosystems of Russia: Avtoref. dip. ... d-ra biol. nauk. M., 2010. 50 p.
- Methodological guidelines for quantifying the volume of greenhouse gas uptake. *Utverzhdeny rasporyazheniem Minprirody Rossii ot 30.06.2017 No. 20-r*. URL: <https://docs.cntd.ru/document/456079177?ysclid=m4ib4ayb8t817393853> (data obrascheniya: 10.10.2024).
- Mil'heev E. Yu. Seasonal dynamics of CO₂ emissions from alluvial meadow soils of the Selenga River delta, *Priroda Vnutrenney Azii*. 2023. No. 4 (26). P. 41–47. DOI: 10.18101/2542-0623-2023-4-41-47
- Nevedrov N. P. Protasova M. V. Dovidovich E. D. Kuznecova E. A. Baydak E. A. Environmental assessment of the contribution of plant root respiration and soil microbiota to CO₂ fluxes from sand podzols and sod podzols in the floodplain terraces of the Seim River, *AgroEkoInfo: Elektronnyy nauchno-proizvodstvennyy zhurnal*. 2022. No. 4. URL: http://agroecoinfo.ru/STATYI/2022/4/st_407.pdf (data obrascheniya: 10.10.2024).
- Nevedrov N. P. Sarzhanov D. A., Protsenko E. P., Vasenev I. I. Seasonal Dynamics of SO₂ Emission from Soils of Kursk, *Eurasian Soil Science*. 2021. Vol. 54, No. 1. P. 80–88.
- Novikov N. N. Stepanov A. L. Pozdnyakov A. I. Lebedeva E. V. Seasonal dynamics of CO₂, CH₄, N₂O, and NO emissions from peat soils of the Yakhroma river floodplain, *Pochvovedenie*. 2007. No. 7. P. 867–874.
- Poluyanov A. V. *Flora of the Kursk region*. Kursk: Izd-vo KGU, 2005. 264 p.
- Tang X., Du J., Shi Y. et al. Global Patterns of Soil Heterotrophic Respiration – A Metaanalysis of Available Dataset, *Catena*. 2020. Vol. 191. P. 104574.



УДК УДК 574.583

ПОДХОДЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ЗООПЛАНКТОНА КРУПНОГО ОЗЕРА

СЯРКИ

Мария Тагевна

кандидат биологических наук, Институт водных проблем Севера КарНЦ
РАН, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50, msyarki@yandex.ru

Ключевые слова:

метод наименьших квадратов
метод минимизации
ортогональных расстояний
траектория сезонной
динамики
временные сдвиги
внутригодовая и межгодовая
изменчивость
фенологические фазы
зоопланктон

Аннотация: Первой реакцией природных систем на климатические изменения являются временные сдвиги сезонных явлений. В работе рассматриваются подходы и методы исследования сезонной динамики зоопланктона с особым вниманием на временную изменчивость. На основе ряда данных по зоопланктону Кондопожского залива Онежского озера (1988–2021 гг.) были проведены анализ и формализация среднесезонных траекторий сезонной динамики величин обилия, а также выявлены фазы сезонного процесса, или фенофазы. Определение траекторий динамики величин производилось методом скользящего среднего и аппроксимацией заданной функцией. Параметры функции определялись регрессионными методами наименьших квадратов (МНК) и минимизации ортогональных расстояний (Orthogonal distance regression, ODR). Показано, что более точным методом является использование ODR. На основе серии моделей среднесезонной сезонной динамики величин был оценен масштаб их внутригодовой и межгодовой изменчивости. Определен масштаб возможных временных сдвигов и введены критерии экстремальности отскакивающих точек. Методом дискриминантного анализа было показано, что в пределах вегетационного периода достоверно существуют четыре фенофазы с характерными особенностями структуры зоопланктона и сроками, отличающимися от календарных сезонов. Информация, полученная различными методами (непрерывного и дискретного подходов), дополняет друг друга. Методы формализации сезонной динамики планктона являются основой для оценки реакции планктона на колебания климатических и антропогенных факторов.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 30 августа 2024 года

Подписана к печати: 10 декабря 2024 года

Введение

В настоящее время проблема изменения климата становится актуальной для всего мира. Особенно ярко климатические изменения проявляются в северных широтах, где темпы потепления превышают глобальные средние значения (Третий оценочный доклад..., 2022). Климатические колебания вызывают многофакторное воздействие на условия среды в пресноводных экосистемах, такие как увеличение температуры воды, продолжительности безледоставного

периода и «биологического лета», изменения уровня воды, термической стратификации, прозрачности, продуктивности и т. п. (Филатов и др., 2012). Подобные процессы отмечаются и для Онежского озера (Крупнейшие озера-водохранилища..., 2015). Так, за 64-летний период произошло смещение среднего срока окончания ледостава на семь суток (Филатов и др., 2020). Изменение термического и гидродинамического режимов оказывает влияние на сезонную динамику всего планктона и отдельных видов, на его

фенологию и продуктивность (Adrian et al., 2006; Jones, 2011; Winder, Schindler, 2004).

В условиях колебания климата становится актуальным изучение реакций водных сообществ и поиск индикаторных показателей, отражающих эти реакции на изменение среды обитания (Калинкина и др., 2017). В последние десятилетия в зоопланктоне Онежского озера наблюдаются сдвиги его весеннего развития на более ранние сроки, а также изменение в соотношении тепловодных и холодноводных видов (Фомина, 2022). Многолетние исследования других крупных водных объектов – Рыбинского (Лазарева, 2010а, 2024), Камского и Воткинского водохранилищ (Tselishcheva, Lazareva, 2021) подтверждают реакцию сообществ зоопланктона на изменение климата.

Форма траекторий сезонной динамики величин планктона является характерной особенностью водоема и может изменяться также при эвтрофировании (Андроникова, 1996; Сярки, Фомина, 2019; Алимов и др., 2013). Различные районы Онежского озера могут рассматриваться как отдельные водоемы, которые имеют характерные особенности в своей сезонной цикличности (Крупнейшие озера-водохранилища..., 2015). В данной работе проведен анализ зоопланктона Кондопожского залива.

Сезонная динамика зоопланктона Онежского озера достаточно хорошо описана (Смирнова, 1972; Куликова и др., 1997; Сярки, 2015). Но отдельные вербальные описания не позволяют провести количественные оценки масштабов межгодовой изменчивости, временных сдвигов и реакции планктона на воздействие различных факторов среды. Ключом к решению этой проблемы может быть формализация сезонных изменений на основе анализа эмпирических данных и общих закономерностей динамики планктона, а также моделирование сезонных процессов.

Цель исследования – проанализировать сезонную динамику зоопланктона различными методами и определить их информационную значимость. На основе результатов провести формализацию сезонных процессов в зоопланктоне Кондопожского залива.

Материалы

Основой для работы послужил многолетний (за вегетационный период с конца мая по конец октября 1988–2021 гг.) ряд данных по зоопланктону центральной части Кондопожского залива (Сярки, Кулико-

ва, 2012). Данные сетных ловов (сеть Джели с размером пор 100 мкм) обрабатывались по стандартной методике (Методические рекомендации..., 1984) и представлены показателями численности и биомассы всего зоопланктона и его основных таксономических групп. Было соблюдено методическое единообразие на протяжении всего периода исследований.

Данные были организованы в матрицу ($n = 38$). Для анализа использовались абсолютные показатели обилия в столбе воды как общего зоопланктона, так и его основных таксономических групп.

Определенную трудность представляет высокая нерегулярность рядов данных из-за различного времени съемок и их количества по годам (от 5 до 1). Для выделения общих сезонных закономерностей и межгодовой изменчивости ряды данных были свернуты по показателю сезонности, т. е. суток с начала года.

Методы

Методология

В основу работы положено представление о зоопланктоне как о сложной системе, совершающей циклические сезонные колебания и подверженной закономерным и случайным воздействиям факторов среды. Для исследования были предложены два подхода: непрерывный и дискретный. Первый заключался в рассмотрении сезонной динамики как непрерывного процесса с общими закономерностями. Формализация состояла в поиске траекторий среднемноголетней сезонной цикличности и представление их в виде модели простого циклического аттрактора. Второй подход заключался в представлении вегетационного периода как череды сменяющихся состояний или фаз, имеющих характерные особенности и различающихся по структуре.

Определение среднемноголетней траектории динамики показателей

Для анализа среднемноголетней траектории сезонной динамики было выбрано три метода: сглаживание рядов (модифицированное скользящее среднее, окно в 7 значений) и аппроксимация заданной функцией методом наименьших квадратов (МНК) и методом наименьших ортогональных расстояний (Orthogonal distance regression, ODR) (Boggs, Rogers, 1990).

Сглаживание модифицированным методом скользящего среднего для нерегуляр-

ных рядов (Сярки, 2013а) является экспресс-методом и позволяет определить основные закономерности и форму сезонных траекторий, провести грубую интерполяцию. Размер шага сглаживания (от 5 до 15) был получен эмпирическим методом подбора и зависел от обеспеченности информацией и регулярности рядов данных. В результате этого метода не получается плавной кривой и функции для расчета ежесуточных величин.

Ранее было показано, что основная форма сезонной динамики показателей представляет собой несимметричную одновершинную кривую с фиксированными концами. Было предложено применить функцию двух сопряженных сигмоидов (1), которая ранее успешно использовалась для исследования и описания сезонной динамики температуры воды в озерах Карелии и некоторых биологических величин (Сярки, Чистяков, 2013; Пальшин, Ефремова, 2005; Сярки, Теканова, 2008):

$$F(x) = b_0 + b_1 \left\{ 1 - \frac{1 - \exp[(x - b_2)b_3]}{1 + \exp[(x - b_2)b_3]} \right\} \left\{ 1 - \frac{1 - \exp[(x - b_4)b_5]}{1 + \exp[(x - b_4)b_5]} \right\} \quad (1),$$

где $F(x)$ – значение исследуемой величины в данный момент времени; x – сутки с начала года; b_0 – минимальное значение функции; b_1 – условный максимум функции; b_2 – b_5 – модельные параметры, определяющие форму кривой.

Подбор модельных параметров осуществлялся с помощью двух методов: метода наименьших квадратов (МНК) и метода наименьших ортогональных расстояний (ОДР).

Различие между этими двумя методами заключается в разнице способа расчета остатков: ОДР, в отличие от МНК, минимизирует ортогональные расстояния от точки до ее проекции на функцию или перпендикуляр к ее производной. Форма кривой функции определяет угол наклона ортогональных расстояний, что вызывает появление двух проекций – Δy и Δx . Траектория, найденная методом ОДР, отличается от траекторий, определенных методами МНК.

Было принято, что общая вариабельность ряда данных складывается из внутригодовой, межгодовой и стохастической компонент. Модель описывает закономерные внутригодовые изменения величин, а межгодовая и стохастическая изменчивость выражается в статистике остатков и ее дисперсии. Соотношение общей дисперсии ряда и дисперсии остатков является оценкой адекватности модели. Величина объясненной моде-

лю дисперсии основывалась на статистике изменчивости остатков и оценивалась по коэффициенту детерминации R^2 .

Данные обрабатывались в среде Excel for Windows, R 4.3.2, Past 4.03.

Исследование сезонных состояний зоопланктона или фенофаз

Для выделения в планктоне отдельных сезонных состояний, или фенофаз, использовался дискриминантный анализ. Основой послужила матрица (9 x 38), включающая восемь переменных (численности и биомассы основных таксономических групп зоопланктона: каланоиды, циклопоиды, кладоцеры и коловратки) и одну группирующую переменную. В начале анализа группирующая переменная представляла номер месяца отбора проб. В дальнейшем она была изменена в зависимости от результата анализа и достоверного выделения только четырех групп. В анализе не использовались данные о дате отбора проб зоопланктона.

Вычисления производились в пакете Statistica 7.

Результаты

Для формализации моделей сезонной динамики величин было использовано три метода. Визуальное представление траекторий сезонной динамики, определенное различными методами, показано на рис. 1.

Анализ траекторий среднемноголетней динамики показал, что полученные разными методами модели значительно различаются, особенно в области точек перегиба. Короткий летний период развития зоопланктона в холодноводном Онежском озере и межгодовая изменчивость усложняют определение масштабов пиков. Сглаживание скользящими средними и аппроксимация методом МНК приводят к сглаживанию траектории, искажению ее минимумов и максимумов. Это снижает соответствие моделей ($R^2 = 0.24$ и $R^2 = 0.33$). Лучшим методом был метод ОДР с учетом временных сдвигов ($R^2 = 0.98$).

Кроме того, из-за нелинейного характера функции вектора наименьших ортогональных расстояний имеют две проекции (Δy и Δx). Появление временных сдвигов относительно средней траектории имеет понятные биологические причины. Размах временных колебаний сезонных явлений, таких как сход льда или весенний прогрев воды, может достигать месяца и более (Онежское озеро, 2010), и, естественно, развитие зоопланктона каждый год зависит от текущих условий

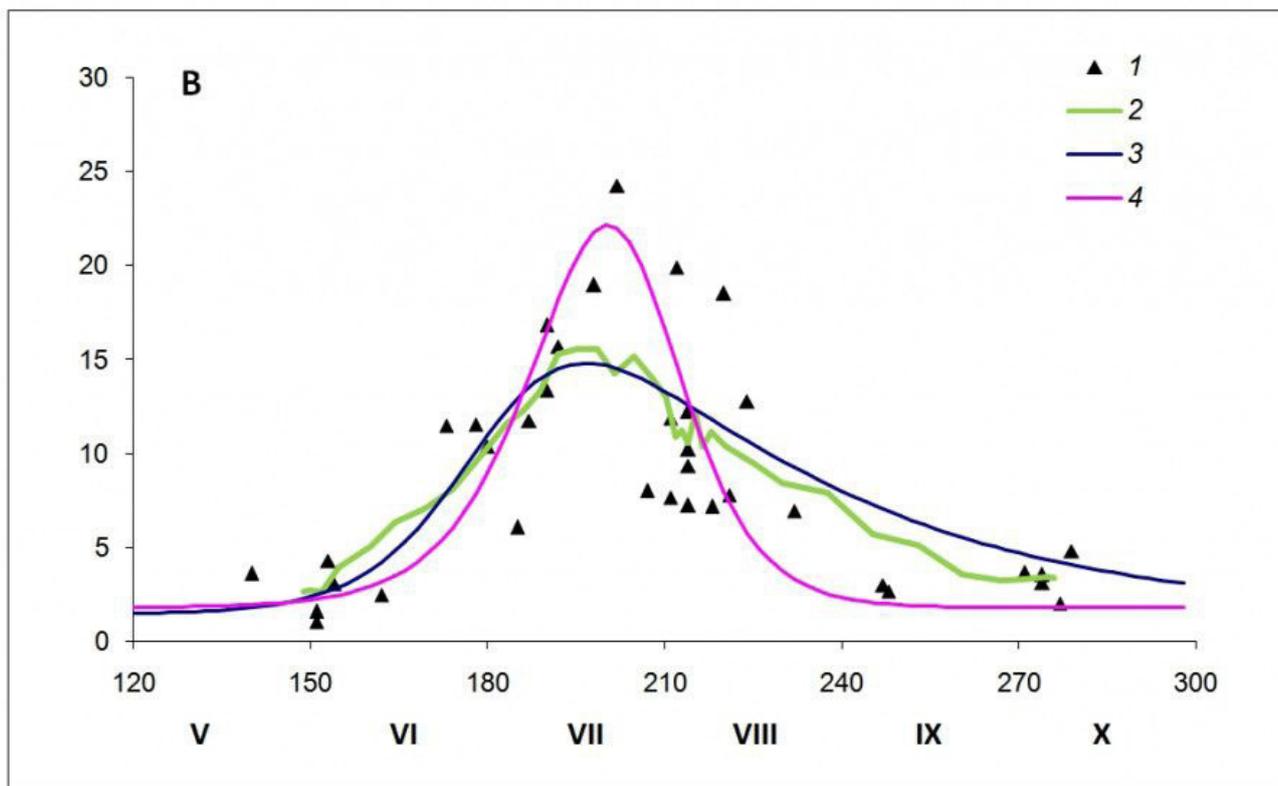


Рис. 1. Траектории сезонной динамики биомассы зоопланктона (B , g/m^2): 1 – эмпирические данные, 2 – кривая, сглаженная скользящим средним, 3 – функция МНК, 4 – функция ODR

Fig. 1. Trajectories of zooplankton biomass seasonal dynamics (B , g/m^2): 1 – empirical data, 2 – curve smoothed by moving average, 3 – least squares function, 4 – orthogonal distance regression

среды. Естественными являются сдвиги в развитии зоопланктона, при этом наиболее зависимым от скорости прогрева воды периодом развития является раннее лето (на восходящей ветви функции). Анализ статистики временных сдвигов (Δx) данных показал, что доверительный интервал для функции составляет 2–5 суток в зависимости от природы величины.

Анализ остатков и их проекций на осях ординат и абсцисс показал, что большая их часть располагается в пределах $\pm 2SD$ от функции (рис. 2). Некоторые точки, отстоящие от среднесуточных величин более чем на $3SD$, считаются отскакивающими (биомассы зоопланктона в сентябре 1988 и 1991 гг.). Причины таких отклонений могут быть различными и заключаться в синоптической ситуации перед съемкой, поведенческих реакциях рачков, методических ошибках и т. д., их необходимо рассматривать и анализировать отдельно.

Оценка сезонных состояний

Был проведен дискриминантный анализ массива, результат которого показал статистически достоверное выделение четырех групп данных. Группы хорошо распредели-

лись в осях канонического анализа (рис. 3). Первая ось, или корень, была связана с обилием коловраток (коэффициент корреляции -0.36 по численности и -0.49 по биомассе), вторая – с обилием ветвистоусых рачков (коэффициент корреляции 0.46 по численности и 0.57 по биомассе). Оба корня статистически значимы ($p < 0.00001$).

Расположение групп на сезонной шкале показало, что они соответствуют хорошо известным и описанным ранее для зоопланктона сезонам: весна, раннее лето, позднее лето и осень. Но полученные группы не совпали по времени с общепринятыми календарными сезонами, и было предложено считать их фенологическими фазами, или фенофазами. Фенофазы представляют собой чередование естественных состояний зоопланктона, характеризуются закономерными особенностями его структуры, имеют границы и продолжительность.

Соотнесение точек из групп с конкретными датами уловов зоопланктона позволило определить вероятное начало и окончание каждой фенофазы, их продолжительность (рис. 4). Так, не считая отскакивающих точек, летний период для зоопланктона централь-

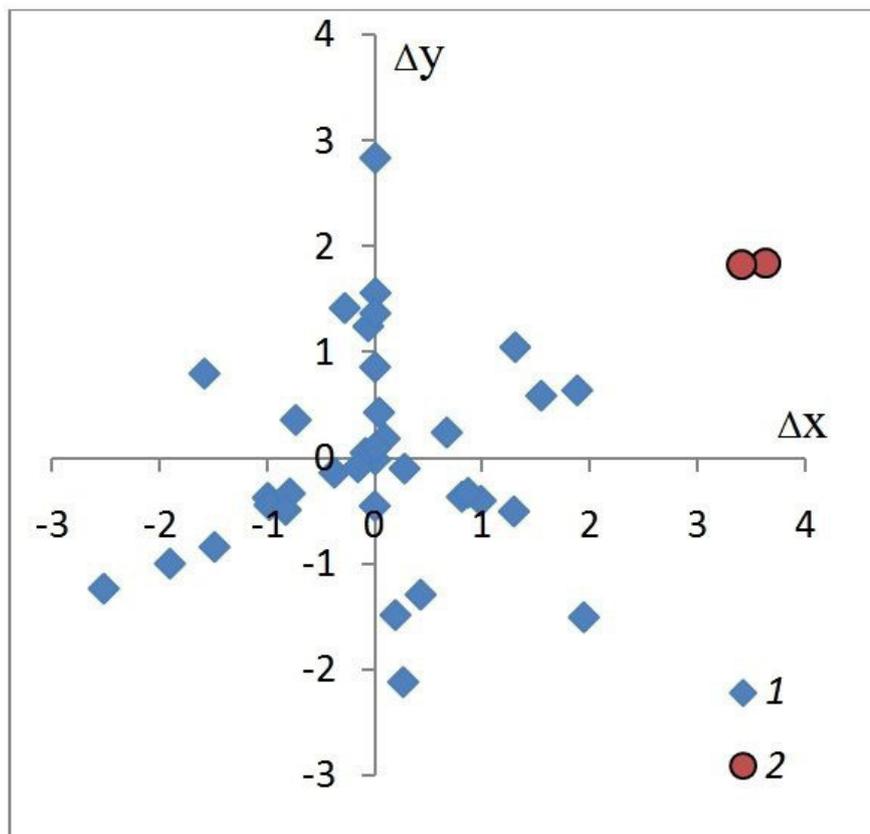


Рис. 2. Распределение ортогональных расстояний и их проекций Δy и Δx , нормированных на стандартное отклонение (SD): 1 – точки внутри интервала $\pm 3SD$, 2 – отскакивающие точки

Fig. 2. Distribution of orthogonal distances and their projections Δy and Δx , normalized by the standard deviation (SD): 1 – points within the $\pm 3SD$ interval, 2 – bouncing points

ной части залива длится 56 суток. Величины сопоставимы с продолжительностью лета в центральной части озера (около 40 суток) и в Петрозаводском заливе (66 суток) (Сярки, 2013б; Фомина, 2022).

Точки, отстоящие от группы более чем на 10 суток, считались экстремально отскакивающими. Подобные отклонения объясняются особыми температурными условиями конкретных лет. Например, высокие температуры весны 2016 г. вызвали раннее прогревание воды и ускоренное развития зоопланктона, что отмечалось также и в других районах озера. Так, в этом году в Петрозаводском заливе зоопланктон перешел в раннелетнее состояние на 20 суток раньше, чем обычно (Фомина, 2022). Состояние зоопланктона 5 июля 1988 г. можно охарактеризовать как переходное, но преобладание в биомассе (>50 %) веслоногих рачков определило весеннее состояние сообщества. Возможно, увеличение доли рачков является случайным событием, следствием стайного поведения и миграции.

Обсуждение

Определение траектории сезонной динамики показателей является одной из основных задач при изучении функционирования зоопланктона в экосистеме. Наличие непрерывной модельной кривой позволяет количественно оценить межгодовую изменчивость данных, определить абсолютные и относительные суточные скорости приростов численности и биомассы, что является еще одним способом оценки продукционного потенциала планктона (Фомина, Сярки, 2016). Траектории сезонной динамики отражают информацию о количественных и качественных изменениях в планктоне. Например, сезонная динамика обилия роторного и рачкового планктона отражает накопление изменений и резкие переходы состояний в процессе эвтрофирования (Сярки, Фомина, 2019).

Совмещение двух подходов в изучении сезонных процессов позволяет получить дополнительную информацию (рис. 5). Так, при анализе описанных данных каждая из

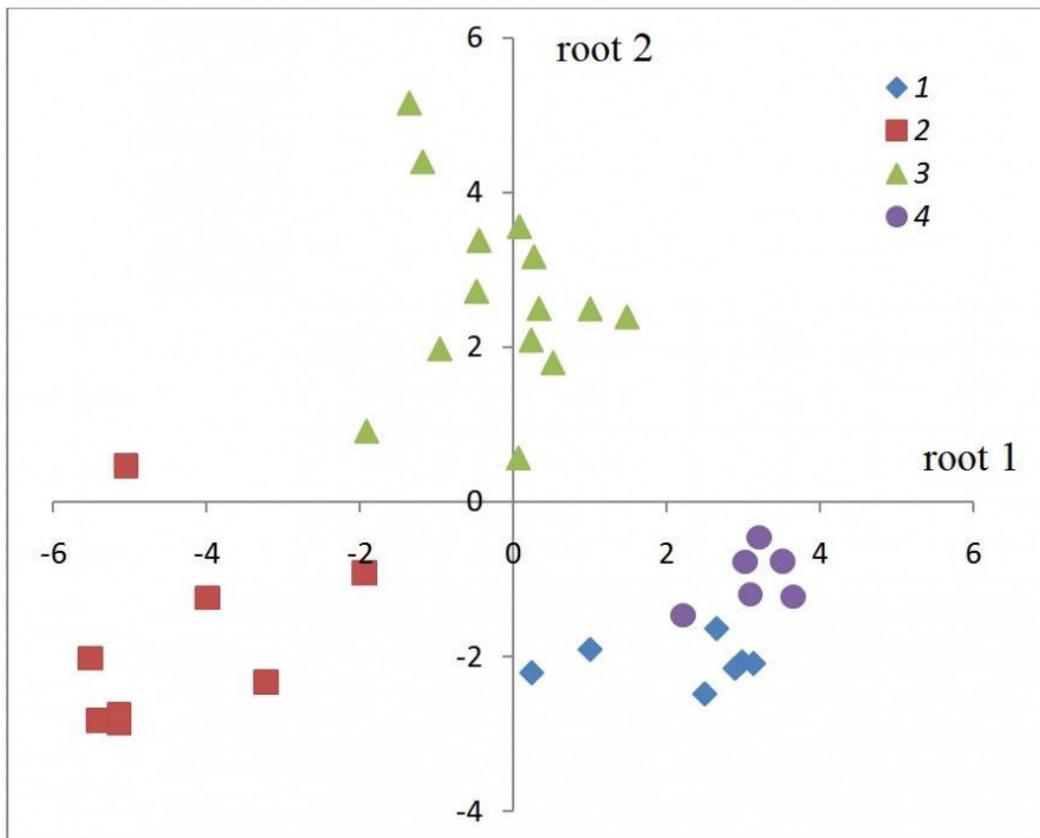


Рис. 3. Распределение четырех групп в пространстве канонических осей. 1–4 – номера групп
 Fig. 3. Distribution of 4 groups in the space of canonical axes. Group numbers 1–4

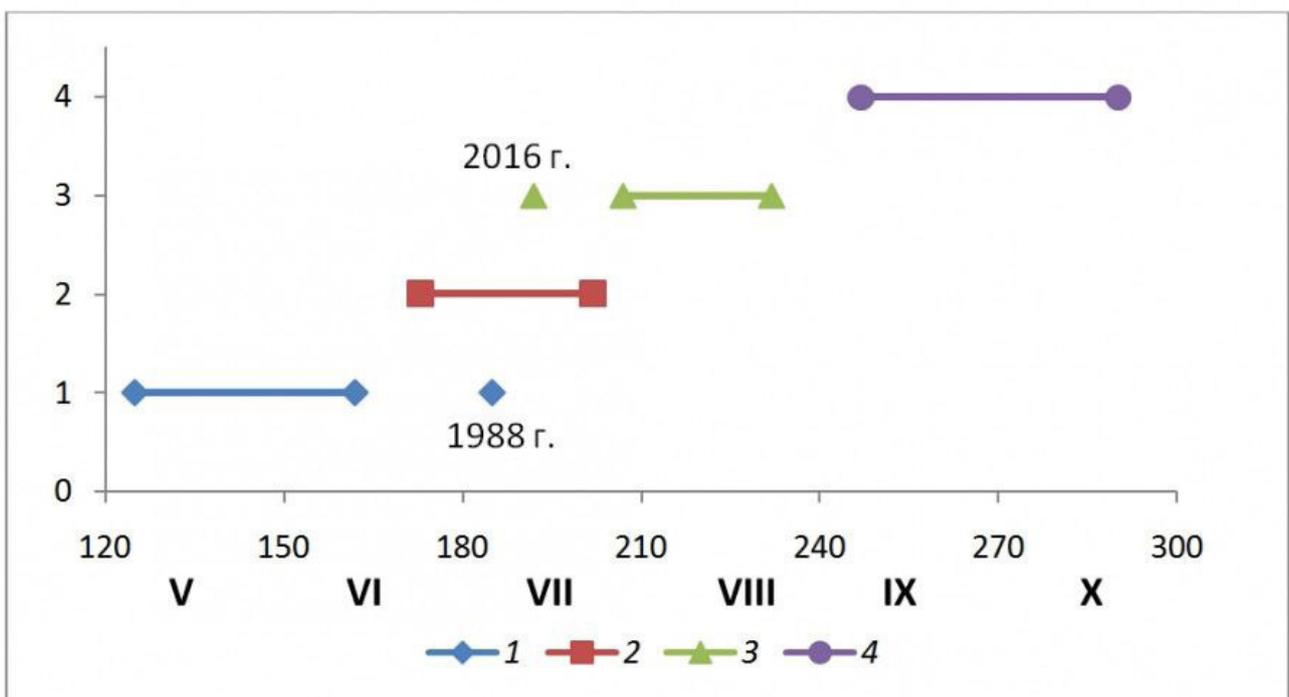


Рис. 4. Продолжительность фенофаз зоопланктона: 1 – весна, 2 – раннее лето, 3 – позднее лето, 4 – осень

Fig. 4. Duration of zooplankton phenophases: 1 – spring, 2 – early summer, 3 – late summer, 4 – autumn

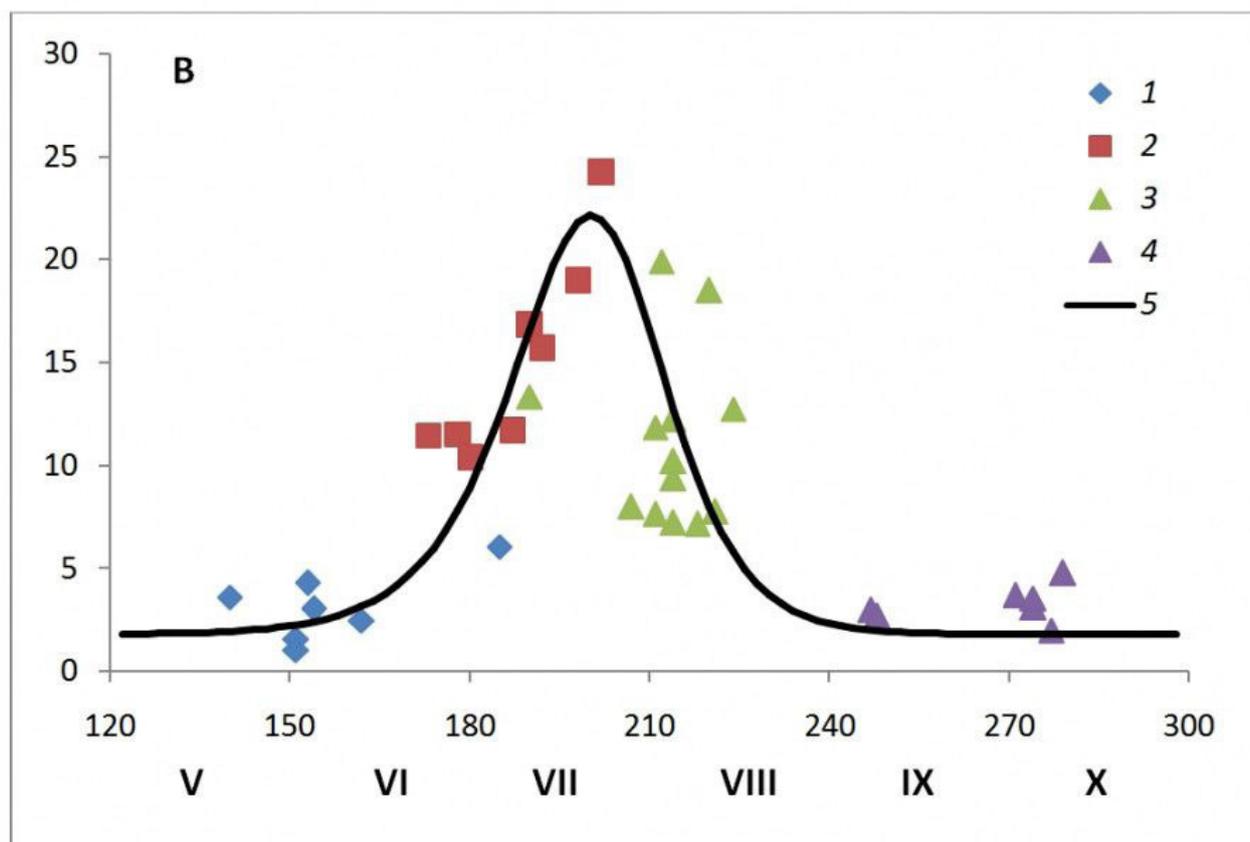


Рис. 5. Среднемноголетняя динамика биомассы зоопланктона (B , $г/м^2$) и распределение фенофаз: 1 – весна, 2 – раннее лето, 3 – позднее лето, 4 – осень, 5 – траектория сезонной динамики биомассы зоопланктона

Fig. 5. Average long-term dynamics of zooplankton biomass (B , $г/м^2$) and distribution of phenophases: 1 – spring, 2 – early summer, 3 – late summer, 4 – autumn, 5 – trajectory of zooplankton biomass dynamics

четырёх фаз соответствовала определённому участку траектории и точки перегиба функции на ней примерно соответствовали времени смены фенофаз. Сезонная динамика общей биомассы зоопланктона закономерно синхронизирована с изменением структуры сообщества. Можно предположить, что полученная разными методами информация отражает реальные процессы в озере.

Ограничения

Существуют ограничения на использование предложенных методов. Если скользящие средние можно применять без ограничений, но при сложной форме траектории этот метод искажает максимумы и минимумы. Аппроксимация предполагается только при наличии единственной средней траектории соответствующей формы для каждого процесса. Если траектория сезонной динамики имеет, например, двухвершинный характер, необходим подбор других функций. Внутригодовая изменчивость или закономерные сезонные процессы должны пре-

обладать над межгодовой изменчивостью. Так, в малых и средних водоемах возможны не просто амплитудные колебания величин, а качественные различия в сезонных процессах в разных ситуациях конкретных лет (Лазарева, 2010б). Выделение фенофаз возможно только при условии, что продолжительность фенофаз больше, чем период их перекрывания, из-за межгодовой изменчивости.

Заключение

Системный анализ и применение различных подходов и методов к исследованию сезонной динамики позволили получить новую информацию даже в условиях высокой нерегулярности рядов данных. Информация, полученная в результате анализа, не противоречит известным ранее сведениям и значительно дополняет их.

Серия моделей описывает среднемноголетние траектории сезонной динамики зоопланктона и значительно снижает их сезонную неопределённость, что позволяет корректно сравнивать данные съёмки раз-

ных сезонов и лет. На их основе представлен метод количественной оценки экстремальности отскакивающих данных, что актуально в условиях колебания климатических факторов.

В годовом цикле зоопланктона были выделены фенофазы, аналогичные фазам сезонной динамики зоопланктона других районов озера. Летние фазы в Кондопож-

ском заливе были продолжительнее, чем в центральной части озера, и короче, чем в Петрозаводском заливе. Исследование сезонной динамики зоопланктона позволяет отслеживать временные сдвиги в развитии сообщества разных районов озера в условиях климатических колебаний и необычных синоптических событий.

Библиография

- Алимов А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М. Продукционная гидробиология. М.: Наука, 2013. 344 с.
- Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб.: Наука, 1996. 190 с.
- Калинкина Н. М., Теканова Е. В., Сярки М. Т. Экосистема Онежского озера: реакция водных сообществ на антропогенные факторы и климатические изменения // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. 2017. № 1. С. 4–18. DOI: 10.35567/1999-4508-2017-1-1
- Крупнейшие озера-водохранилища северо-запада европейской территории России. Современное состояние и изменения экосистем при климатических и антропогенных воздействиях / Карельский науч. центр Российской академии наук, Ин-т водных проблем Севера; Карельский научный центр РАН, 2015. 375 с.
- Куликова Т. П., Кустовлянкина Н. Б., Сярки М. Т. Зоопланктон как компонент экосистемы Онежского озера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1997. 112 с.
- Лазарева В. И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010а. 183 с.
- Лазарева В. И. Особенности многолетней (1956–2005 гг.) динамики зоопланктона в Рыбинском водохранилище // Водные ресурсы. 2010б. Т. 37, № 5. С. 590–604.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов в гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция / Под ред. Г. Г. Винберг, Г. М. Лаврентьева. Л.: ГосНИОРХ, 1984. 33 с.
- Минеева Н. М., Лазарева В. И., Поддубный С. А., Законнова А. В., Копылов А. И., Косолапов Д. Б., Корнева Л. Г., Соколова Е. А., Пырина И. Л., Митропольская И. В. Структура и функционирование планктонных сообществ Рыбинского водохранилища в условиях климатических изменений // Биология внутренних вод. 2024. № 1. С. 3–21. DOI: 31857/S032096522 4010018
- Онежское озеро: Атлас / Отв. ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2010. 151 с.
- Пальшин Н. И., Ефремова Т. В. Стохастическая модель годового хода температуры поверхности воды в озерах // Метеорология и гидрология. 2005. № 3. С. 85–94.
- Смирнова Т. С. Планктонные коловратки и ракообразные // Зоопланктон Онежского озера. Л., 1972. С. 126–233.
- Сярки М. Т. Изучение траекторий сезонной динамики планктона с помощью метода двойного сглаживания // Принципы экологии. 2013а. № 1 (5). С. 61–67. DOI: 10.15393/j1.art.2013.2141
- Сярки М. Т. Как долго длится лето для зоопланктона Онежского озера? // Принципы экологии. 2013б. № 4. С. 70–75. DOI: 10.15393/j1.art.2013.2781
- Сярки М. Т. Оценка современного состояния экосистемы Онежского озера по гидробиологическим показателям и устойчивости функционирования водных сообществ. Зоопланктон // Крупнейшие озера-водохранилища северо-запада европейской территории России. Современное состояние и изменения экосистем при климатических и антропогенных воздействиях / Карельский науч. центр Российской академии наук, Ин-т водных проблем Севера; Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. С. 121–127.
- Сярки М. Т., Куликова Т. П. Зоопланктон Онежского озера: База данных. Рег. номер 2012621150 (9/11/2012). Правообладатель: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН (ИВПС КарНЦ РАН) (RU).
- Сярки М. Т., Теканова Е. В. Сезонный цикл первичной продукции в Онежском озере // Известия РАН. Сер. Биологическая. 2008. № 5. С. 621–625.
- Сярки М. Т., Чистяков С. П. О применении метода ортогональных расстояний для моделирования сезонной динамики планктона Онежского озера // Экология. 2013. № 3. С. 234–236. DOI: 10.7868/S036705971302011X
- Сярки М. Т., Фомина Ю. Ю. Особенности сезонных процессов в планктоне крупных озер // Озера Евразии: проблемы и пути их решения: Материалы II Международ. конф. 19–24 мая 2019 г. Ч.

2. Казань, 2019. С. 336–341.

Третий оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации: Общее резюме. СПб.: Научно-технологические технологии, 2022. 124 с.

Филатов Н. Н., Назарова Л. Е., Георгиев А. П., Семенов А. В., Анциферова А. Р., Ожигина В. Н., Богдан М. И. Изменения и изменчивость климата европейского севера России и их влияние на водные объекты // Арктика: экология и экономика. 2012. № 2 (6). С. 80–93.

Филатов Н. Н., Баклагин В. Н., Ефремова Т. В., Пальшин Н. И. Изменчивость температуры воды и характеристик ледяного покрова Ладожского и Онежского озера // Диагноз и прогноз термогидродинамики и экосистем великих озер России / Под ред. Н. Н. Филатова. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2020. С. 53–67.

Фомина Ю. Ю., Сярки М. Т. Определение динамических характеристик зоопланктона Онежского озера // Принципы экологии. 2016. №. 4 (20). С. 49–56. DOI: 10.15393/j1.art.2016.5223

Фомина Ю. Ю. Структурно-функциональная организация и фенология пелагического зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2022. 22 с.

Adrian R., Wilhelm S., Gerten D. Life-history traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming // *Global Change Biology*. 2006. Vol. 12. P. 652–661.

Boggs P. T., Rogers J. E. Orthogonal distance regression // *Contemporary Mathematics*. 1990. Vol. 112. P. 183–194.

Jones E. L. Ecological modelling of Lake Erie: sensitivity analysis and simulation of nutrient, phytoplankton and zooplankton dynamics: Diss. master of science Biology and Civil Engineering. Waterloo; Ontario, Canada, 2011. 97 p.

Tselishcheva E. M., Lazareva V. I. Long-Term Dynamics of Zooplankton in the Kama and Votkinsk Reservoirs // *Inland Water*. 2021. Biol 14. P. 415–426. DOI: 10.1134/S1995082921040118

Winder M., Schindler D. E. Climatic effects on the phenology of lake processes // *Global Change Biology*. 2004. Vol. 10. P. 1844–1856.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке государственного задания Института водных проблем Севера КарНЦ РАН.

APPROACHES AND METHODS FOR STUDYING THE ZOOPLANKTON SEASONAL DYNAMICS IN A LARGE LAKE

SYARKI Maria Tagevna *Northern water problems Institute KRC RAN, Petrozavodsk, st.A.Nevskogo, 50, msyarki@yandex.ru*

Keywords:

least squares method
orthogonal distance
minimization method
seasonal dynamics
trajectory
time shifts
intra-annual and inter-
annual variability
phenological phases
zooplankton

Summary: The first response of natural systems to climate change is temporary shifts in seasonal phenomena. The paper considers approaches and methods for studying the zooplankton seasonal dynamics with special attention to temporal variability. The analysis and formalization of the average long-term trajectories of the abundance seasonal dynamics were carried out, and the phases of the seasonal process or phenophases were identified based on a series of data on zooplankton of the Kondopoga Bay of Lake Onega (1988–2021). The determination of the trajectories of the dynamics was carried out using the moving average methods and approximation by a given function. The parameters of the function were determined by the least squares regression (LSR) and orthogonal distance regression (ODR) methods. It is shown that a more accurate method is to use ODR. The scale of their intra-annual and interannual variability was estimated based on a series of models of the average long-term seasonal dynamics of quantities. The scale of possible time shifts was estimated and criteria for the extremity of rebound points were proposed. It was shown that within the vegetation period there are reliably 4 phenophases with characteristic features of the zooplankton structure using the method of discriminant analysis. Their terms differ from calendar seasons. Information obtained by different methods (continuous and discrete approaches) complement each other. Methods for formalizing seasonal plankton dynamics are the basis for assessing the response of plankton to fluctuations in climatic and anthropogenic factors.

Received on: 30 August 2024

Published on: 10 December 2024

References

- Adrian R., Wilhelm S., Gerten D. Life-history traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming, *Global Change Biology*. 2006. Vol. 12. P. 652–661.
- Alimov A. F. Bogatov V. V. Golubkov S. M. *Production hydrobiology*. M.: Nauka, 2013. 344 p.
- Andronikova I. N. *Structural and functional organization of zooplankton in lake ecosystems*. SPb.: Nauka, 1996. 190 p.
- Boggs P. T., Rogers J. E. Orthogonal distance regression, *Contemporary Mathematics*. 1990. Vol. 112. P. 183–194.
- Filatov N. N. Baklagin V. N. Efremova T. V. Pal'shin N. I. Variability of water temperature and ice cover characteristics of Lake Ladoga and Lake Onega, *Diagnoz i prognoz termogidrodinamiki i ekosistem velikih ozer Rossii*, Pod red. N. N. Filatova. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2020. P. 53–67.
- Filatov N. N. Nazarova L. E. Georgiev A. P. Semenov A. V. Anciferova A. R. Ozhigina V. N. Bogdan M. I. Changes and variability of the climate of the European north of Russia and their impact on water bodies, *Arktika: ekologiya i ekonomika*. 2012. No. 2 (6). P. 80–93.
- Fomina Yu. Yu. Syarki M. T. Determination of dynamic zooplankton characteristics of the Lake Onego, *Principy ekologii*. 2016. No. 4 (20). P. 49–56. DOI: 10.15393/j1.art.2016.5223
- Fomina Yu. Yu. *Structural and functional organization and phenology of pelagic zooplankton of the Petrozavodsk Bay of Lake Onega: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk*. Petrozavodsk, 2022. 22 p.
- Jones E. L. *Ecological modelling of Lake Erie: sensitivity analysis and simulation of nutrient, phytoplankton and zooplankton dynamics*: Diss. master of science Biology and Civil Engineering. Waterloo; Ontario, Canada, 2011. 97 p.
- Kalinkina N. M. Tekanova E. V. Syarki M. T. The ecosystem of Lake Onega: the response of aquatic communities to anthropogenic factors and climate change, *Vodnoe hozyaystvo Rossii: problemy, tehnologii, upravlenie*. 2017. No. 1. P. 4–18. DOI: 10.35567/1999-4508-2017-1-1
- Kulikova T. P. Kustovlyankina N. B. Syarki M. T. *Zooplankton as a component of the Lake Onega ecosystem*. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 1997. 112 p.

- Lake Onego: Atlas, Otv. red. N. N. Filatov. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2010. 151 p.
- Lazareva V. I. Features of long-term (1956–2005) zooplankton dynamics in the Rybinsk Reservoir, Vodnye resursy. 2010b. T. 37, No. 5. P. 590–604.
- Lazareva V. I. Structure and dynamics of zooplankton in the Rybinsk Reservoir. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2010a. 183 p.
- Methods of materials sampling and processing in hydrobiological research on freshwater bodies. Zooplankton and its productions, Pod red. G. G. Vinberg, G. M. Lavrent'eva. L.: GosNIORH, 1984. 33 c.
- Mineeva N. M. Lazareva V. I. Poddubnyy S. A. Zakonnova A. V. Kopylov A. I. Kosolapov D. B. Korneva L. G. Sokolova E. A. Pyrina I. L. Mitropol'skaya I. V. Structure and functioning of plankton communities in the Rybinsk reservoir under climate change conditions, Biologiya vnutrennih vod. 2024. No. 1. C. 3–21. DOI: 31857/S032096522 4010018
- Pal'shin N. I. Efremova T. V. Stochastic model of annual cycle of water surface temperature in lakes, Meteorologiya i gidrologiya. 2005. No. 3. P. 85–94.
- Smirnova T. S. Planktonic rotifers and crustaceans. Zooplankton of Onego Lake, Zooplankton Onezhskogo ozera. L., 1972. P. 126–233.
- Syarki M. T. Chistyakov S. P. On Application of the Orthogonal Distance Method to Onego Lake Plankton Seasonal Cycling Modelling, Ekologiya. 2013. No. 3. P. 234–236. DOI: 10.7868/S036705971302011X
- Syarki M. T. Kulikova T. P. Zooplankton of Lake Onega: Database. Reg. nomer 2012621150 (9/11/2012). Pravoobladatel': Federal'noe gosudarstvennoe byudzhethoe uchrezhdenie nauki Institut vodnyh problem Severa Karel'skogo nauchnogo centra RAN (IVPS KarNC RAN) (RU).
- Syarki M. T. Tekanova E. V. Seasonal cycle of primary production in Onego Lake, Izvestiya RAN. Ser. Biologicheskaya. 2008. No. 5. P. 621–625.
- Syarki M. T. Assessment of the current state of the Onega Lake ecosystem based on hydrobiological indicators and the sustainability of the functioning of aquatic communities. Zooplankton, Krupneyshie ozera-vodohranilishcha severo-zapada evropeyskiy territorii Rossii. Sovremennoe sostoyanie i izmeneniya ekosistem pri klimaticheskikh i antropogennykh vozdeystviyah, Karel'skiy nauch. centr Rossiyskoy akad. nauk, In-t vodnyh problem Severa; . Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2015. P. 121–127.
- Syarki M. T. How long is zooplankton summer in Onego Lake, Principy ekologii. 2013b. No. 4. P. 70–75. DOI: 10.15393/j1.art.2013.2781
- Syarki M. T. The study of seasonal dynamics of plankton trajectories using the double-smoothing method, Principy ekologii. 2013a. No. 1 (5). P. 61–67. DOI: 10.15393/j1.art.2013.2141
- Syarki M. T., Fomina Yu. Yu. Osobennosti sezonnyh processov v planktone krupnyh ozer, Ozera Evrazii: problemy i puti ih resheniya: Materialy II Mezhdunar. konf. 19–24 maya 2019 g. Ch. 2. Kazan', 2019. P. 336–341.
- The largest lake-reservoirs of the north-west european part of Russia: Current state and changes of ecosystems under climate and anthropogenic impact, Karel'skiy nauch. centr Rossiyskoy akad. nauk, In-t vodnyh problem Severa; . Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2015. 375 p.
- Third assessment report on climate change and its consequences in the Russian Federation. SPb.: Naukoemkie tehnologii, 2022. 124 p.
- Tselishcheva E. M., Lazareva V. I. Long-Term Dynamics of Zooplankton in the Kama and Votkinsk Reservoirs, Inland Water. 2021. Biol 14. P. 415–426. DOI: 10.1134/S1995082921040118
- Winder M., Schindler D. E. Climatic effects on the phenology of lake processes, Global Change Biology. 2004. Vol. 10. P. 1844–1856.



УДК 57.087.1

СМЫСЛ И ПРИМЕНИМОСТЬ ЯДЕРНЫХ МЕТОДОВ В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

КОРОСОВ
Андрей Викторович

доктор биологических наук, Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск, пр. Ленина, 33, korosov@psu.karelia.ru

Ключевые слова:
скользящее окно
сглаживание
фильтрация
ядерные методы

Аннотация: Рассмотрены методы первичной количественной обработки рядов данных для целенаправленного выявления значимых тенденций, в том числе для сглаживания, заполнения пробелов, выявления перепадов в уровне величин. Сделан акцент на идеологическом сходстве методов обработки из разных областей знания – использовании технологии скользящего окна, в котором происходит локальная обработка исходных значений и формирование ряда значений с новыми свойствами. В числе таких методов – фильтрация, аппроксимация, ядерные методы и пр., которые помогают избавиться от избыточной изменчивости и выявить устойчивые отношения и зависимости. Приведены примеры обработки реальных данных с помощью специальных функций среды языка R.

© Петрозаводский государственный университет

Подписана к печати: 07 января 2025 года

Введение

В отечественных публикациях по экологии все чаще используются ядерные методы (Бельская и др., 2017; Середкин и др., 2019; Зайцев и др., 2021), которые зачастую рассматриваются как статистическая обработка данных, дающая вероятностную оценку распространения изучаемых явлений во времени и пространстве. Эти завышенные ожидания могут привести к не вполне адекватным выводам. Фактически непараметрические ядерные методы играют роль лишь технологических приемов, позволяющих «конденсировать» имеющуюся информацию, сглаживать или, напротив, контрастировать различия между биологическими объектами в разные временные периоды или из разных географических областей (в зависимости от поставленных задач). Это очень мощные методы, но нельзя от них ждать большего, чем они могут дать.

Информация, полученная при выполнении экологических исследований, зачастую страдает как избыточной вариативностью, так и пробелами в базах данных. Ядра, фильтры, сплайны и т. п. – все это звенья одной

цепи, это приемы избавления от избыточной вариативности, вычленения в полученных данных устойчивых отношений и зависимостей и вычисления на этой основе новых «сглаженных», а также «пропущенных» значений.

В обоих случаях необходимо вычислить некое новое значение изучаемой переменной в проблемной точке, ориентируясь на значения в соседних точках.

Методы «исправления» первичных данных в той или иной форме развиваются и применяются в разных дисциплинах и относительно разных предметов. Разведочный анализ (Тьюки, 1981), картография (Девис, 1990), улучшение изображений (Иванов и др., 2007; Варламова, Турсунов, 2023), фильтрация сигналов (Отнес, Эноксон, 1982; Давыдов, 2005), аппроксимация распределений и зависимостей (Dinardo, 2001), функциональный анализ (Босс, 2005), машинное обучение (Норкин, 2024) и другие направления исследований зачастую используют разную терминологию, теоретическую базу и цели, однако обнаруживают большое сходство в идеологии и технологии исправления изучаемых рядов данных.

В принципе, содержание нашего сообщения можно выразить следующей цитатой, относящейся к фильтрации изображений:

«...задано исходное полутоновое изображение A , ... интенсивности его пикселей $A(x, y)$. Линейный фильтр определяется вещественнозначной функцией F , заданной на растре.

$$B(x, y) = \sum_i \sum_j F(i, j) \cdot A(x+i, y+j).$$

Данная функция называется ядром фильтра, а сама фильтрация производится при помощи операции дискретной свертки (взвешенного суммирования). Результатом служит изображение B » (Иванов и др., 2007, с. 144).

Дальнейшее изложение посвящено расшифровке, детализации и иллюстрации этих положений и терминов относительно одномерных данных: рядов, профилей, выборок.

Методы вычисления новых (сглаженных или заполняющих) значений меняются в зависимости от фактуры и объема данных, поставленных задач, требуемой точности и должны осознанно подбираться для каждого случая. В нашей работе представлен широкий, но не исчерпывающий спектр методов. В цели автора не входят ни полный обзор всех методов, ни рассмотрение их математической подоплеки. Главный акцент сделан на общности и преемственности логических основ этих разных методов, а также на практике их использования с помощью функций среды R (The R..., 2023). Все использованные функции представлены в базовых пакетах (*base*, *stats*).

Цель публикации состоит в том, чтобы познакомить читателей с технологиями «исправления» эмпирической информации путем ликвидации избыточной изменчивости и пробелов в данных в среде R .

Такие методы, как фильтрация, аппроксимация полиномами, сплайном, известны и используются в экологии очень давно, поэтому они помещены в раздел «Традиционные методы». Ядерные методы проникли в экологию относительно недавно, их описание нашло свое место в разделе «Оригинальные методы».

Материалы

Для иллюстрации применения методов использовались оригинальные авторские материалы, полученные в Карелии. Часть из них представляет собой показания температуры тела рептилий и температуры

среды, полученных в полевых экспериментах с помощью температурных микрологгеров в августе 2018 г. (Карелия, N62.0828, E33.9701) (Коросов, Ганюшина, 2020). Температура фиксировалась через 1 мин., за сутки выполнялось 1440 замеров (файл [«tve202280_5_10_46.csv»](#)). Часть материалов – морфологические характеристики обыкновенных гадюк (файл [«vip.csv»](#)), отловленных на островах Кижского архипелага (N62.0834, E35.2163) (Коросов, 2010).

Традиционные методы исследований

Для решения проблемы сглаживания и подстановки данных можно использовать одни и те же алгоритмы – подстановку, фильтры, сплайны, регрессионные тренды, компонентный анализ, ядерные методы.

Формальная постановка проблемы состоит в следующем. Имеется набор из m значений переменной x , полученных для серии отдельных «шагов» ($i = 1, 2, \dots, m$). Отдельными шагами можно считать координаты в пространстве, отсчеты во времени или просто индексы упорядоченных объектов (особей, проб). Зачастую отдельные отсчеты отстоят друг от друга на разное расстояние по шкале x , т. е. шаги не равномерные. Если шаги задать равномерными, то могут выявиться три проблемы. Для некоторых шагов i не будет значений x_i (пробелы). На других шагах накопится несколько значений x_i (повторы). Либо значения на соседних шагах (x_i и x_{i+1}) будут сильно отличаться друг от друга (варьирование).

Несмотря на дефицит или избыток данных, зачастую требуется дать характеристику главному тренду изменения исходного показателя x . Такая задача может решаться с помощью регрессионного анализа. Однако во многих случаях следует сначала изучить характер естественной структуры и динамики данных, прежде чем навязывать им тот или иной вариант аппроксимации или описания.

Итак, требуется ряд значений x (объемом m) преобразовать в такой ряд значений y , чтобы для каждого шага i из множества равномерных шагов $i = 1:n$ получить по одному значению y_i : $x_{i(m)} \rightarrow y_{i(n)}$. При этом удастся избавиться от избыточной изменчивости (вместо группы варьирующих x получаем одно значение y), а также заполнить пропуски (вместо пробела на месте x_i на шаге i определяем величину y_i).

Все названные методы используют общий технический прием – «скользящее окно».

Окно – это относительно небольшая группа соседних значений x (или интервал на шкале Ox), которые берутся для выполнения над ними той или иной операции с целью получить «сглаженное» значение y . Термин «скользящее» относится к процедуре перебора (просмотра) все новых и новых групп x при последовательном смещении окна на один шаг вправо (рис. 1). Обычно размер окна (обозначается h), число отобранных значений x , остается одинаковым на протяжении всей процедуры сглаживания. Кроме термина «окно» используются другие

— апертура, маска, фильтр, ядро, которые в определенном смысле выступают синонимами.

Поскольку в поле зрения оказывается серия коротких отрезков ряда x , их можно поместить в таблицу как отдельные выборки и использовать для расчета y_i (см. рис. 1). Самый простой вариант – это расчет «скользящей средней» (см. рис. 1, mean). Другие методы по-иному используют подготовленную таблицу фрагментов исходного ряда в стремлении рассчитать более обоснованную характеристику центра окна.

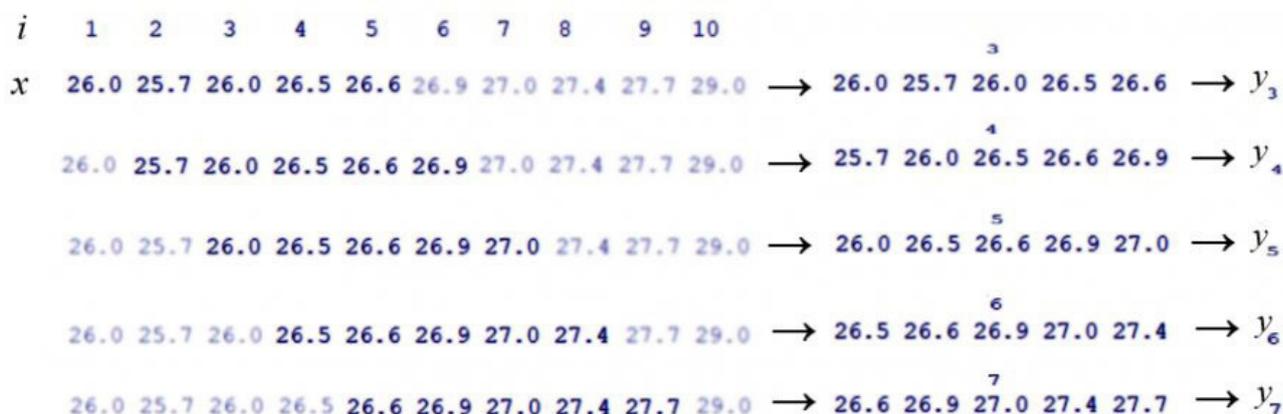


Рис. 1. Схема работы скользящего окна ($h = 5$): из ряда динамики температуры тела (x) последовательно отбираются по 5 соседних значений, из которых формируется таблица для расчета сглаженных значений температуры тела (y)

Fig. 1. The scheme of operation of the sliding window ($h = 5$): 5 adjacent values are sequentially selected from a series of body temperature dynamics (x), from which a table is formed for calculating smoothed body temperature values (y)

Подстановка

Эти методы отличаются от прочих тем, что никаких вычислений не производится, а в качестве искомого значения y_i берется некое реальное значение x_i из окрестностей точки i (... $i-3$, $i-2$, $i-1$, i , $i+1$, $i+2$, $i+3$...).

Прореживание

Один из самых простых приемов – прореживание. Сначала формируются индексы шагов i будущих значений, которые назначаются с существенно большим шагом в исходном массиве, т. е. число значений новой выборки будет меньше, чем в исходной. Затем отбираются значения признака x , соответствующие новым отсчетам: $y_i = x_i$.

Для отображения суточного хода температуры тела гадюки можно вместо 1440 поминутных значений взять значения через 20 мин. или через 60 мин., т. е. каждое 20-е или 60-е значение (рис. 2).

```
head(v<-read.csv(«tve202280_5_10_46.csv»))
x<-round(v$tv[1:1440],)
(i<-seq(1,1440,60)) ; y<-x[i]
plot(x,type='b',col='grey',cex=.5)
lines(i,y)
```

Для характеристики длины хвоста ($l_c = x[,2]$) самок (f) гадюки с разной длиной тела ($l_t = x[,1]$) можно взять только те промеры хвоста, которые попадают, например, в 50 интервалов, на которые разбита шкала длины тела. При этом сформируются 50 групп значений длины хвоста, соответствующих интервалам по длине тела. Из каждой группы можно выбрать либо случайное значение (таков метод подстановка с подбором внутри групп), либо медиану. Так сформируется ряд значений, соответствующих каждому интервалу, в котором резко снижена изменчивость и каждый центр получает определенное значение, соответствующее задачам сглаживания и заполнения пробе-

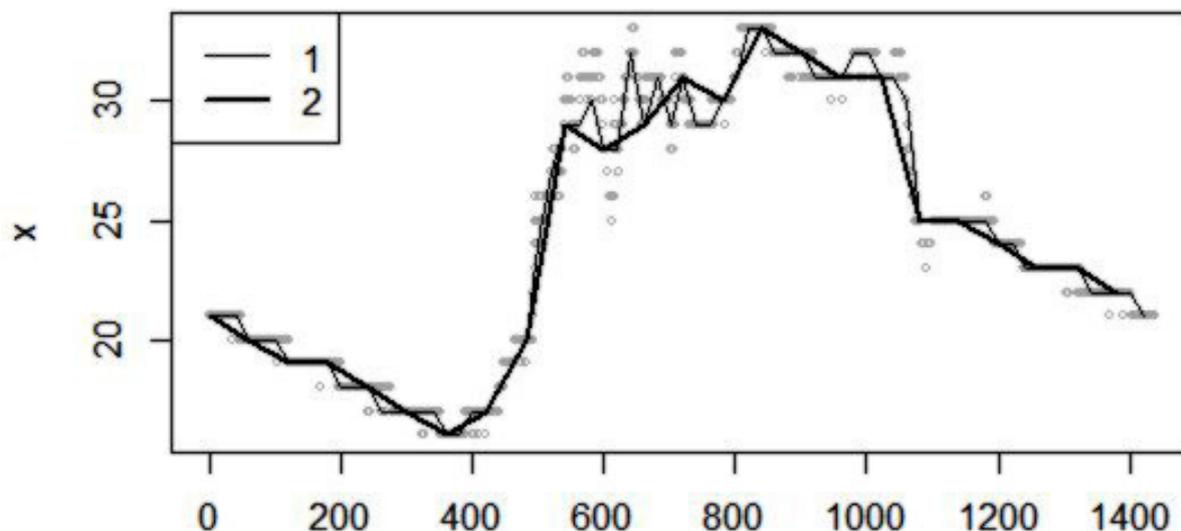


Рис. 2. Замена 1440 поминутных промеров температуры тела гадюки (x) значениями, взятыми через 20 мин. (1), через 60 мин. (2)

Fig. 2. Replacing 1440 minute-by-minute measurements of the viper's body temperature (x) with values taken after 20 min. (1), after 60 min. (2)

лов. При использовании более широких интервалов значения существенно выравниваются (рис. 3). Случайный выбор числа из короткого ряда можно рассматривать как ядро (фильтр), в котором все члены (веса), кроме одного, равны нулю, а одно случайное значение равно единице.

```
head(ve<-read.csv(«vip.csv» ),2)
f<-na.omit(ve[ve$S==’f’,9:10])
x<-f[order(f[,2]),] ; lc<-x[,1] ; lt<-x[,2]
s
y<-rep(NA,s)
for (i in 2:(s-1)){
y[i]<-
# lc[which(lt>=dlt[i-1] & lt<=dlt[i+1])] [1] }
median(lc[which(lt>=dlt[i-1] & lt<=dlt[i+1])]) }
plot(lt,lc,col=’grey’,cex=.5)
lines(dlt[1:s],y,type=’l’)
```

Широкий набор инструментов для подстановки множественной импутации, [multivariate imputation](#) представлен в пакете mice среды R (Buuren, Groothuis-Oudshoorn, 2011).

Медиана

Второй прием состоит в том, чтобы очередное значение нового ряда y_i задавать как медиану из серии значений в окрестностях значения x_i (Тьюки, 1990). Для сглаживания по тройкам новое значение выбирается из трех ($h = 3$): $y_i = \text{med}(x_{i-1}, x_i, x_{i+1})$; для сглаживания по пятеркам – из пяти ($h = 5$): $y_i = \text{median}(x_{i-2}, x_{i-1}, x_i, x_{i+1}, x_{i+2})$ и т. д.

Применяя метод скользящей медианы при сглаживании ряда значений по тройкам, в окне будут последовательно рассматриваться следующие наборы значений: $y_2 = \text{median}(x_1, x_2, x_3)$, $y_3 = \text{median}(x_2, x_3, x_4)$, $y_4 = \text{median}(x_3, x_4, x_5)$ и т. д. После сглаживания всего ряда определяются краевые значения по формуле: $y_1 = \text{median}(x_1, y_2, 3*y_2 - 2*y_3)$ (Тьюки, 1990, с. 228). В среде R функция runmed() выполняет подбор медиан для окон разной ширины. Функция smooth() возвращает медианы для разных правил сглаживания, представленных в (Тьюки, 1990). Функция smoothEnds() рассчитывает краевые значения по представленной выше формуле. Функция runmed() с аргументом endrule = c(«median») выполняет обе эти операции и восстанавливает полный ряд.

Чем шире окно, тем более выравненным оказывается ряд результирующих медиан, тем результирующая кривая будет более гладкой и без разрывов (рис. 4). Скользящую медиану называют еще «нелинейным фильтром» (Иванов и др., 2007).

```
head(ve<-read.csv(«tve202280_5_10_46.csv»))
i<-seq(500,600) ; x<-ve[i,3]
y1<-runmed(x, k=3, endrule = c(«median»))
y2<-runmed(x, k=7, endrule = c(«median»))
y3<-runmed(x, k=33, endrule = c(«median»))
plot(i,x,type=’p’,col=’grey’,lwd=5)
lines(i,y1,lwd=1) ; lines(i,y2,lwd=2) ;
lines(i,y3,lwd=4,col=2)
legend(’bottomright’,lwd=c(1,2,4),
col=c(1,1,2),legend=c(1,2,3))
```

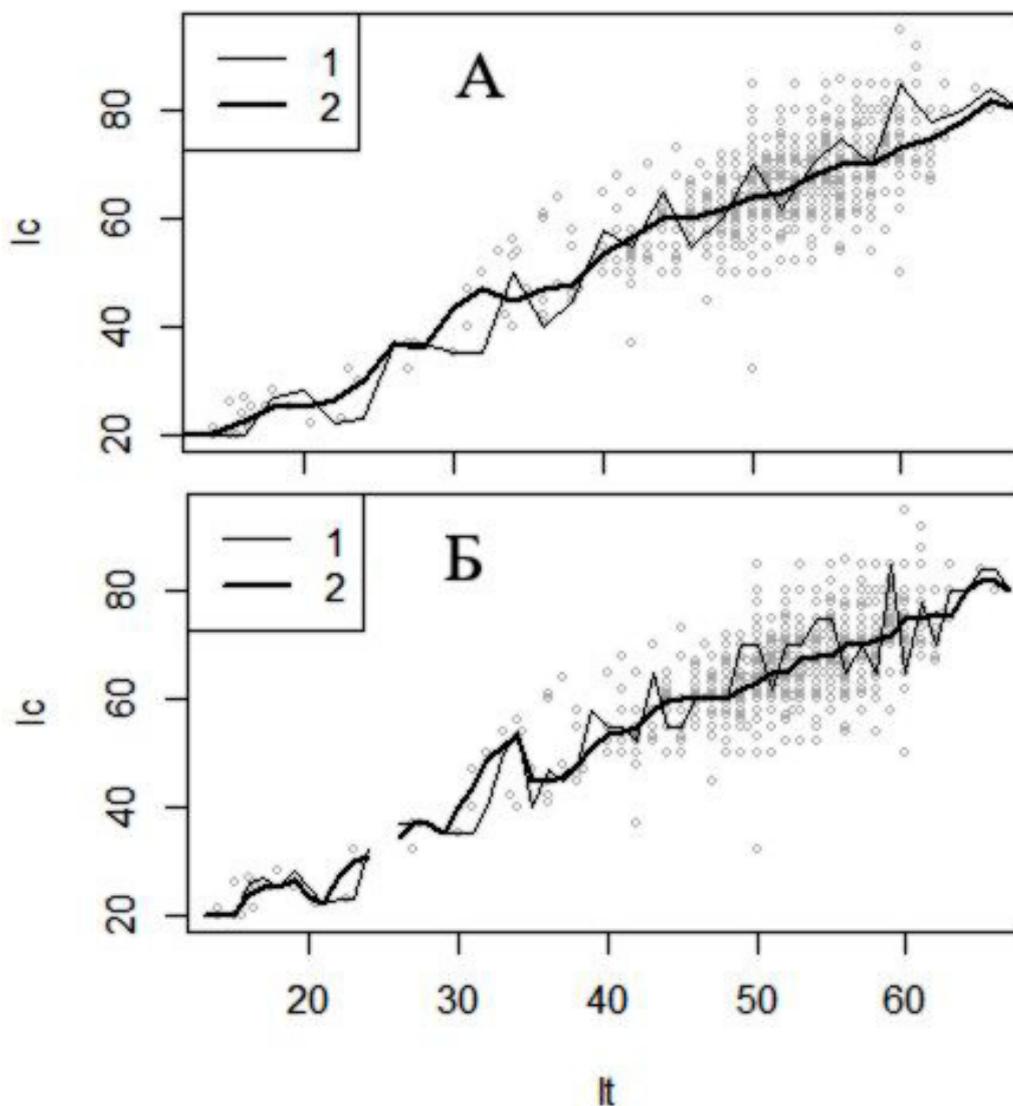


Рис. 3. Замена выборки единичным значением длины хвоста lc для шкалы длины тела lt , разбитой на 50 (А) и 80 (Б) интервалов: 1 – взяты случайные значения из групп, 2 – взяты медианные значения
 Fig. 3. Replacing the sample with a single lc tail length value for the lt body length scale, divided into 50 (A) and 80 (Б) intervals: 1 – random values from the groups are taken, 2 – median values are taken

Сглаживание взаимозависимых переменных обычно ведет к росту корреляции.

```
ve<-read.csv(«tve202280_5_10_46.csv»)
i<-seq(500,600) ; xv<-ve[i,3] ; xo<-ve[i,4]
yv<-runmed(xv, k=33, endrule = c(«median»))
yo<-runmed(xo, k=33, endrule = c(«median»))
cor(xv,xo) ; cor(yv,yo)
[1] 0.8626159
[1] 0.9466184
```

Линейный фильтр

Фильтрация данных в общем смысле – это отбор записей из баз данных, удовлетворяющих заданным условиям.

Применительно к сглаживанию «фильтр» – это метод для усиления или подавления определенных частот входного сигнала (Отнес, Эноксон, 1982; Яновский, Буховец,

2015). Название «линейный фильтр» соответствует формуле для расчета новых значений y_i , в которой входные переменные и выход связаны линейными зависимостями. Самый известный фильтр – метод скользящей средней.

Окно фильтра (размером $h = 3$) скользит вдоль ряда x с шагом 1 и на каждом i -м шагу по трем значениям x рассчитывает новое сглаженное значение y_i :

$$y_i = \Sigma(x_{i-1}, x_i, x_{i+1})/3.$$

Формулу можно переписать с использованием коэффициентов пропорциональности w , которые в сумме составляют единицу $\Sigma w_i = 1$. Число весовых коэффициентов равно ширине окна (h). Средняя по тройкам для шага i равна (рис. 5):

$$y_i = 0.333*x_{i-1} + 0.333*x_i + 0.333*x_{i+1}.$$

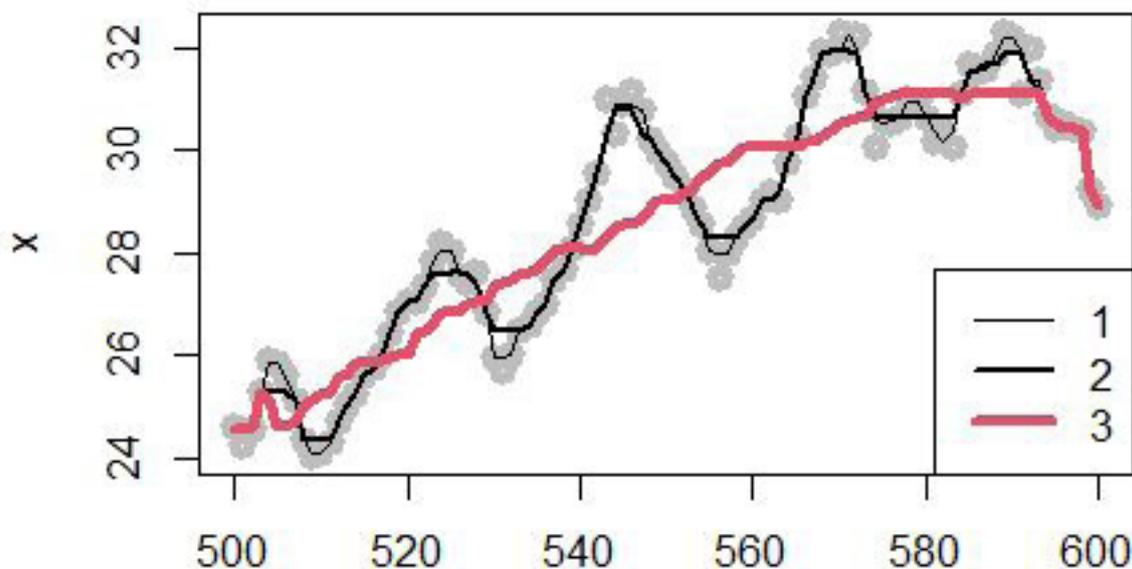


Рис. 4. Динамика скользящих медиан для температуры тела гадюки с 500-й по 600-ю минуту суток, определенных в окне шириной $h = 3$ (1), $h = 7$ (2), $h = 33$ (3) на фоне точек исходных данных
 Fig. 4. Dynamics of sliding medians for the body temperature of the viper from 500 to 600 minutes of the day, defined in a window with widths $h = 3$ (1), $h = 7$ (2), $h = 33$ (3) against the background of the initial data points

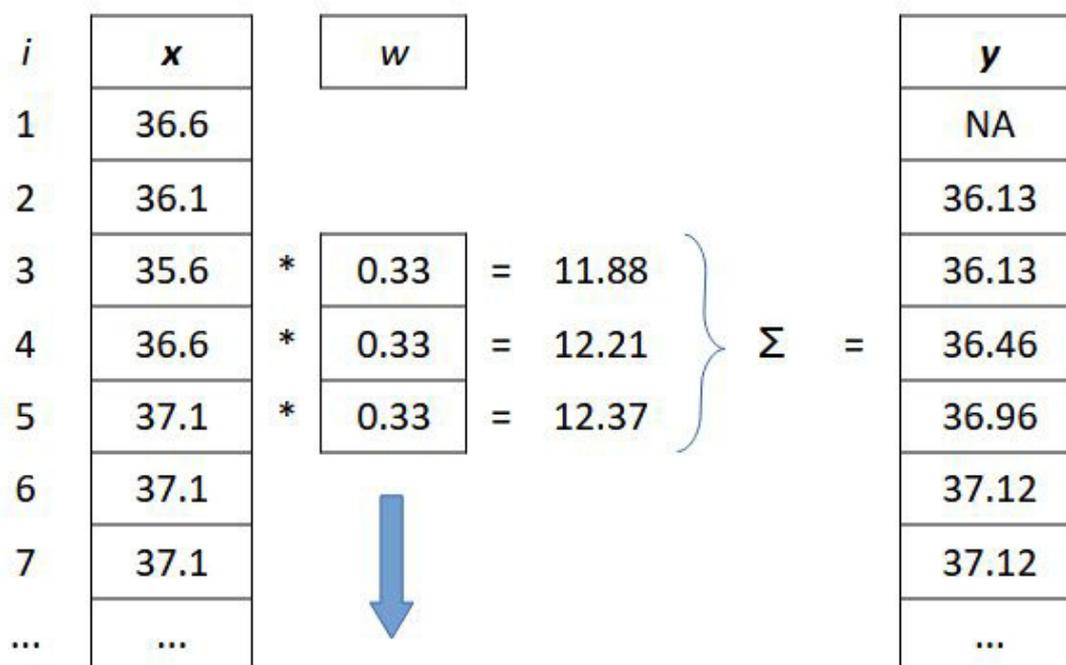


Рис. 5. Скользящая средняя: процесс расчета четвертого ($i = 4$) значения ряда y с использованием трех значений ряда x и трех значений фильтра w ($h = 3$)
 Fig. 5. Moving average: the process of calculating the fourth ($i = 4$) value of the y series using three values of the x series and three values of the w filter ($h = 3$)

Для окон других размеров и формы выполняется расчет нового значения y_i для данного шага i с использованием серии значений x , попадающих в окрестности точки i (окна шириной $h = 2N+1$). Сглаженное значение y_i рассчитывается как сумма первичных значений x , входящих в окно, умноженных на весовые коэффициенты w ($\sum w_i = 1$):

$$y_i = (w_1 * x_{i-N} + \dots + w_j * x_i + \dots + w_n * x_{i+N}).$$

В среде R линейную фильтрацию выполняет функция `filter()`. Функция возвращает ряд, укороченный слева и справа на величину $N = (h - 1)/2$. Причина состоит в том, что для расчета новых крайних значений y_1 и y_n , например, по тройкам требуются значения x_0 и x_{n+1} , которых нет в ряду. Вместо y_1 и y_n функция подставляет NA, т. е. длина выходного ряда y равна длине входного x , что удобно при построении графиков сглаженных линий.

Основные аргументы функции `filter(x, filter)` – это массив значений, которые нужно сгладить (x), и вектор весовых коэффициентов w (`filter`).

Функция позволяет использовать окна фильтра разной ширины и формы (рис. 6). Под формой фильтра понимается некое правило или функция, определяющая различие

между весовыми коэффициентами в окне ($\sum w_i = 1$). Фильтры разной формы подходят для решения разных задач. Например, если необходимо выявить самый общий характер хода данных, проще воспользоваться широким плоским (прямоугольным) фильтром с равными весовыми коэффициентами (рис. 7: 2). Если необходимо подчеркнуть крупные волны, лучше воспользоваться каким-либо выпуклым (например, параболическим) фильтром. В тех областях ряда x , которые по форме похожи на фильтр (гребень волны), новая переменная y получит высокие значения, а для понижений графика фильтр даст низкие оценки. В примере параболическая весовая функция Ланцоша более выразительно подчеркивает перепады в исходных данных, чем простая средняя (для $h = 11$) (рис. 7: 3). Исходя из различных теоретических соображений, предложен большой ряд различных весовых функций, используемых при том или ином варианте сглаживания рядов (Давыдов, 2005).

Ширина фильтра влияет на ход сглаженной кривой. Чем шире окно фильтра, тем более выравненной будет результирующая линия (см. рис. 7).

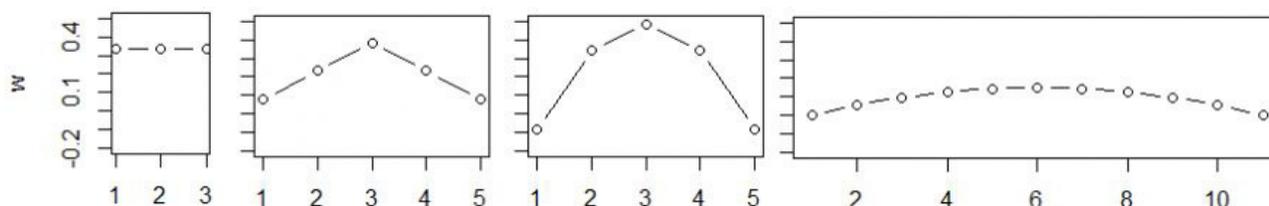


Рис. 6. Формы окон фильтров: прямоугольное, треугольное, Шеппарда, Ланцоша
Fig. 6. Shapes of filter windows: rectangular, triangular, Shepard, Lanczos

```
head(ve<-read.csv(«tve202280_5_10_46.csv»))
i<-seq(540,560) ; x<-ve[i,4]
plot(i,x,cex=5)
h
y1<-filter(x,w)
h
y2<-filter(x,w)
lines(i,y1,lty=2) ; lines(i,y2)
pro<-c(1,3,5,3,1) ; (w<-pro/sum(pro))
y3<-filter(x,w)
lines(i,y3,lwd=2,col=2)
legend('topleft',legend=c(1:3),
lty=c(2,1,1),lwd=c(1,1,2),col=c(1,1,2))
```

Достаточно простое понятие фильтра позволяет дать первичное определение некоторым терминам, которые понадобятся в дальнейшем.

Свертка

Понятие «свертка» используется для характеристики взаимного совпадения, или коррелированности, двух функций. Рисунок 5 в целом отражает эту процедуру – линейную дискретную свертку (Давыдов, 2005). При этом одна функция (w) смещается относительно другой (x) вдоль оси аргумента (i) и для всех совпадающих позиций по i отыскивается произведение значений функций ($w * x$). Результат интегрируется (в примере суммируется по тройкам, $\sum(w * x)$) и предстает как значение третьей функции (y) для каждого значения аргумента i .

Фильтрация – это свертка. В качестве первой функции выступает ряд значений x , в качестве второй функции выступают веса w ,

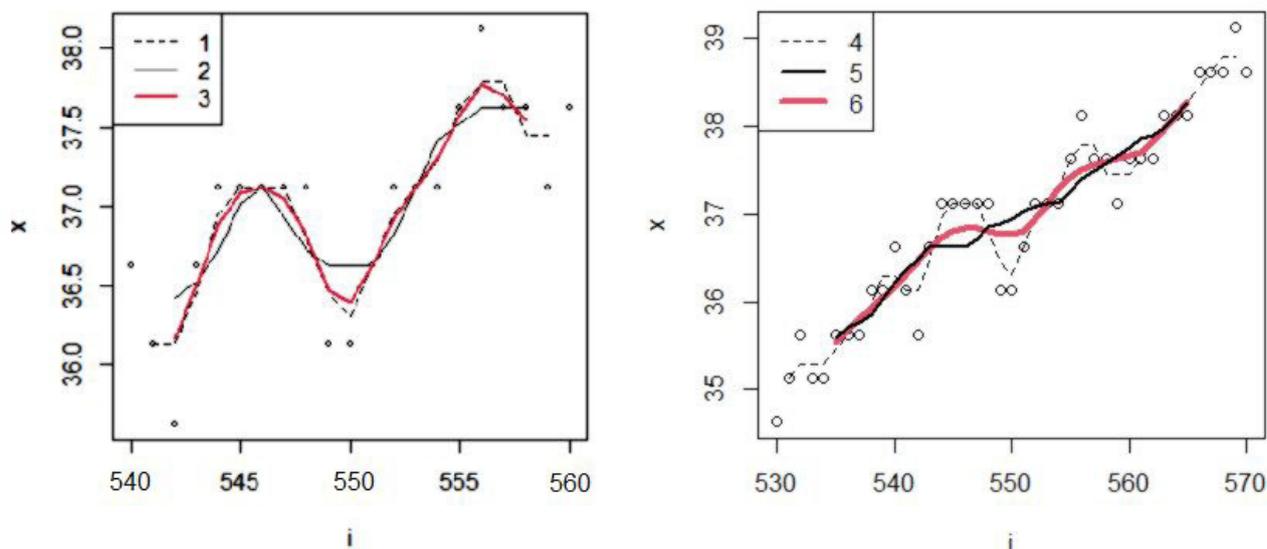


Рис. 7. Ряды значений температуры, сглаженные разными фильтрами: 1 – плоский ($h = 3$), 2 – плоский ($h = 5$), 3 – треугольный ($h = 5$), 4 – плоский ($h = 3$), 5 – плоский ($h = 11$), 6 – параболический (Ланцоша) ($h = 11$)

Fig. 7. Series of temperature values smoothed by different filters: 1 – flat ($h = 3$), 2 – flat ($h = 5$), 3 – triangular ($h = 5$), 4 – flat ($h = 3$), 5 – flat ($h = 11$), 6 – parabolic (Lanczos) ($h = 11$)

в качестве результирующей функции выступает ряд y . Эта процедура преобразования двух функций в одну выполняется при многих видах анализа, в т. ч. в ядерных методах, а также в некоторых видах нейронных сетей (в сверточных нейронных сетях, CNN).

Ядро

В контексте процедуры сглаживания ядро – это набор коэффициентов фильтра, или, иначе, это та функция, которая используется для свертки другой функции. Можно считать, что совокупность весовых нагрузок w линейного фильтра – это и есть ядро, ядро фильтра. По сути, фильтр, ядро, ядерная функция, весовая функция – это синонимы.

Назначения весовой функции методом ближайших соседей

В рассмотренных случаях для фильтрации данных строились окна *методом ближайшего соседа* (Черненький, Птицын, 2005; Воронцов, 2009). Это значит, что весовые нагрузки для значений функции x назначаются,

учитывая только порядковый номер значения x_i в упорядоченном ряду, т. е. с ориентацией на индекс i . В примере (табл. ОП. $xw5$, рис. 9: 1) для окна шириной $h = 5$ в расчет нового значения y_i включаются пять соседних значений $x_7 = 27.0$, $x_8 = 27.4$, $x_9 = 27.7$, $x_{10} = 29.05$, $x_{11} = 31.0$, для которых назначены разные весовые нагрузки, зависящие от удаления индекса i от центра окна; для симметричной треугольной весовой функции они равны: $wr5 = (0.077, 0.237, 0.387, 0.237, 0.077)$. Сглаженное значение y_9 составило (табл. 1, $xwr5$, рис. 8: 2):

$$y_9 = 0.077 \cdot 26.99 + 0.237 \cdot 27.44 + 0.387 \cdot 27.67 + 0.237 \cdot 29.04 + 0.077 \cdot 29.54 = 28.45.$$

Несмотря на то, что соседние с центром значения $x_8 = 27.44$ и $x_{10} = 29.04$ удалены от него на разное расстояние, 0.05 и 0.27, они получают одинаковые весовые нагрузки $w_8 = w_{10} = 0.237$, поскольку, судя по индексам, являются одинаково близкими соседями к центральной точке окна.

Таблица 1. Расчет сглаженного значения y_9 в окне шириной $h = 5$ методом ближайшего соседа ($xw5$ и $xwr5$) и методом Парзена (xw)

	i	x	$w5$	$xw5$	$wr5$	$xwr5$	d	W	w	wx	
	536	7	26.99	0.20	5.40	0.08	2.08	0.14	0.73	0.22	5.88
	537	8	27.44	0.20	5.49	0.24	6.50	0.05	0.91	0.27	7.44
	538	9	27.67	0.20	5.53	0.39	10.71	0.00	1.00	0.30	8.27
	541	10	29.04	0.20	5.81	0.24	6.88	0.27	0.45	0.14	3.95
	542	11	29.54	0.20	5.91	0.08	2.27	0.37	0.25	0.08	2.24
	Сумма		1	28.14	1	28.45		3.34	1	27.78	

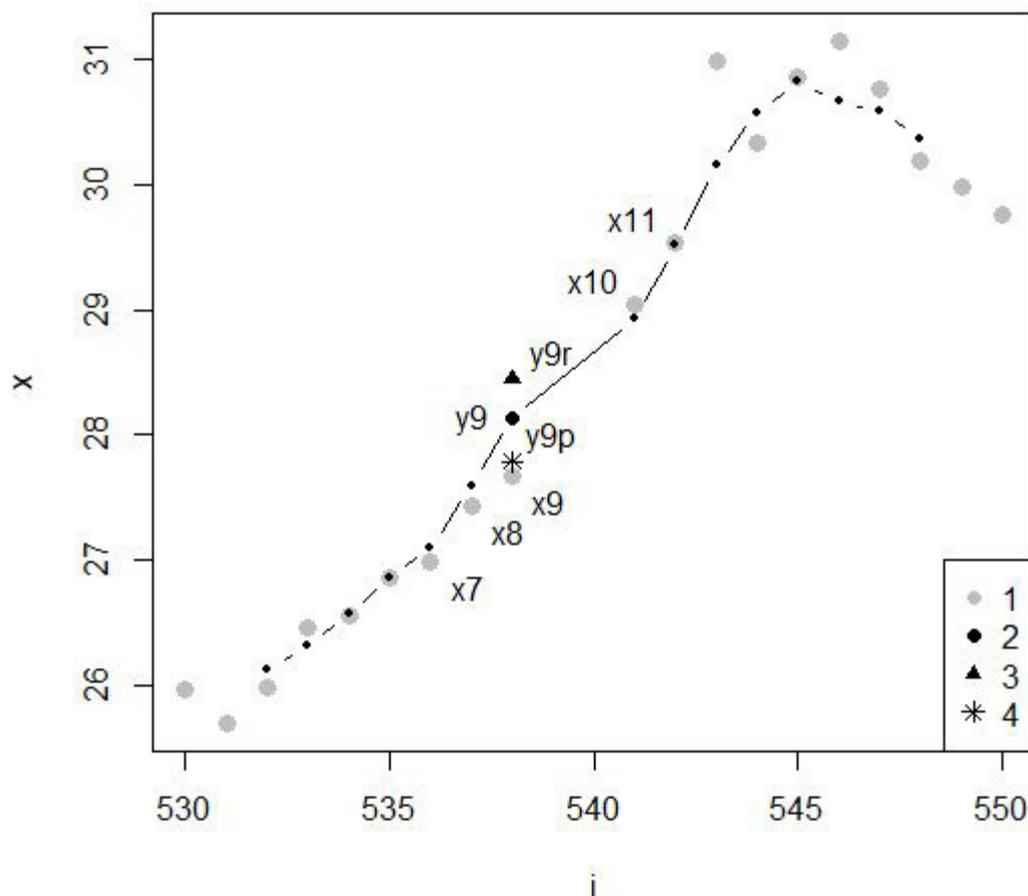


Рис. 8. Исходные (1) и сглаженные значения температуры тела гадюки (для точки 9) методом ближайшего соседа в прямоугольном (2, y_9) и треугольном (3, y_{9r}) окнах и методом Парзена (4, y_{9p}) с треугольной весовой функцией; x_7 – x_{11} – 5 значений исходного ряда, взятых для расчета сглаженного значения y_9

Fig. 8. The initial (1) and smoothed values of the body temperature of the viper (for point 9) using the nearest neighbor method in rectangular (2, y_9) and triangular (3, y_{9r}) windows and the Parsen method (4, y_{9p}) with a triangular weight function; x_7 – x_{11} – 5 values of the initial series taken to calculate the smoothed value of y_9

Назначения весовой функции методом Парзена

В отличие от предыдущего, метод Парзена учитывает фактическое расстояние между значениями x_i (Черненко, Птицын, 2005; Воронцов, 2009). Весовая функция рассчитывается в зависимости от расстояния между центром окна и всеми значениями x_i , попадающими в окно на данном шаге. Чем дальше от центра окна расположено значение x_i , тем меньше у него будет весовая нагрузка при расчете нового значения y . Рассмотрим эту технологию детальнее. Ширина окна h задается в единицах переменной x . В примере (табл. 1) пять соседних значений $x_7 = 27.0$, $x_8 = 27.4$, $x_9 = 27.7$, $x_{10} = 29.5$, $x_{11} = 31.0$ удалены от центральной точки (27.7) на разные расстояния: 0.7, 0.2, 0.0, -1.9, -3.3, новые веса должны быть им пропорциональны. Для унификации расчетов используют относительные расстояния, деля расстояния от центра на ширину окна: $(x_i - x_0)/h$. Напри-

мер (табл. ОП, d), относительное расстояние от центра до точки $i = 7$ равно (при $h = 5$):

$$d_7 = (x_7 - x_0) / h = (26.99 - 27.67) / 5 = 0.17.$$

При любой ширине окна относительное расстояние от центра как до левого, так и до правого края окна будет равно 0.5, так, для $h = 5$ $d = |0 - 2.5| / 5 = 0.5$.

Можно задать, например, такую весовую функцию, чтобы весовая нагрузка была максимальной в центре и снижалась до 0 к краям, т. е. для $d = 0$, $W = 1$, а для $d = 0.5$, $W = 0$ (рис. 9). Иными словами, необходимо подобрать треугольную функцию зависимости W от d :

$$W = f(d) = K(|x_i - x_0|/h).$$

Указанному соотношению соответствует простое уравнение $W = 1 - 2*d$, используя которое можно рассчитать весовые нагрузки для всех значений x_i , входящих в окно (табл. ОП, W). Так, для второго значения $x_8 = 27.44$ расстояние составит: $|27.44 - 27.67| / 5 = 0.05$, а нагрузка $W = 1 - 2*0.05 = 0.91$.

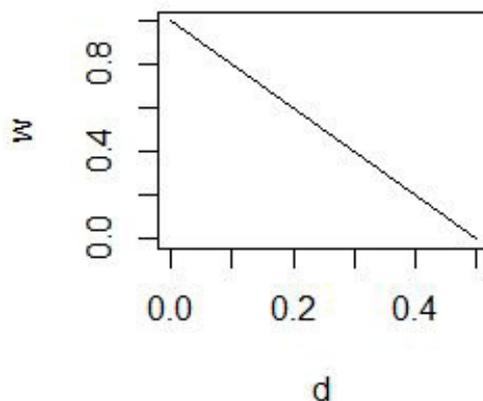


Рис. 9. Правая ветвь треугольной весовой функции
Fig. 9. The right branch of the triangular weight function

Сумма всех нагрузок W оказалась больше единицы $\Sigma W = 3.34$. Однако в сумме весовые нагрузки в пределах окна должны составлять 1, значит, полученные веса надо нормировать на их сумму:

$$w = W/\Sigma W.$$

Получаем $w_g = W_g / \Sigma W = 0.91 / 3.34 = 0.27$.

Итак, вклад значения x_g в сглаженную величину y_g составит:

$$w_g * x_g = 0.27 * 27.44 = 7.4.$$

Суммирование вкладов всех объектов, включенных в окно, дает новое сглаженное значение $y_g = 27.78$.

Все выполненные выше вычисления можно выразить следующими формулами:

$$y_i = \frac{\sum K(d) \cdot x_i}{\sum K(d)}, \text{ где } d = \frac{|x_i - x_0|}{h}$$

Итак, для треугольной весовой функций имеем:

$$K(d) = 1 - 2d = 1 - 2 \left(\frac{|x_i - x_0|}{h} \right)$$

```
head(ve<-read.csv(«tve202280_5_10_46.csv»),2)
i<-c(530:538,541:550)
x<-ve[i,3]
di<-c(7,8,9,10,11)
w5=rep(0.2,5) ; xw5=w5*x[di] ; y5<-sum(xw5)
wr5=c(0.077, 0.237, 0.387, 0.237, 0.077)
; xwr5=wr5*x[di] ; y5r<-sum(xwr5)
d<-abs((x[9]-x[id])/5) ; pro<-a[1]+a[2]*d
wp5<-round(pro/sum(pro),3) ; xwp5<-w5*x[di] ; y5p<-sum(xwp5)
(rez<-data.frame(i=i[id],x=x[id],w5,xw5,wr5, d,pro,wp5,xwp5))
srez<-round(apply(rez,2,sum),2)
```

При рассмотрении результатов сглаживания средней треугольным окном ближайших соседей и треугольным окном Парзена хорошо видны различия (рис. 9). В первом случае сглаженное значение y_g явно завышено, а в третьем – выглядят наиболее естественными.

Весовая функция Гаусса

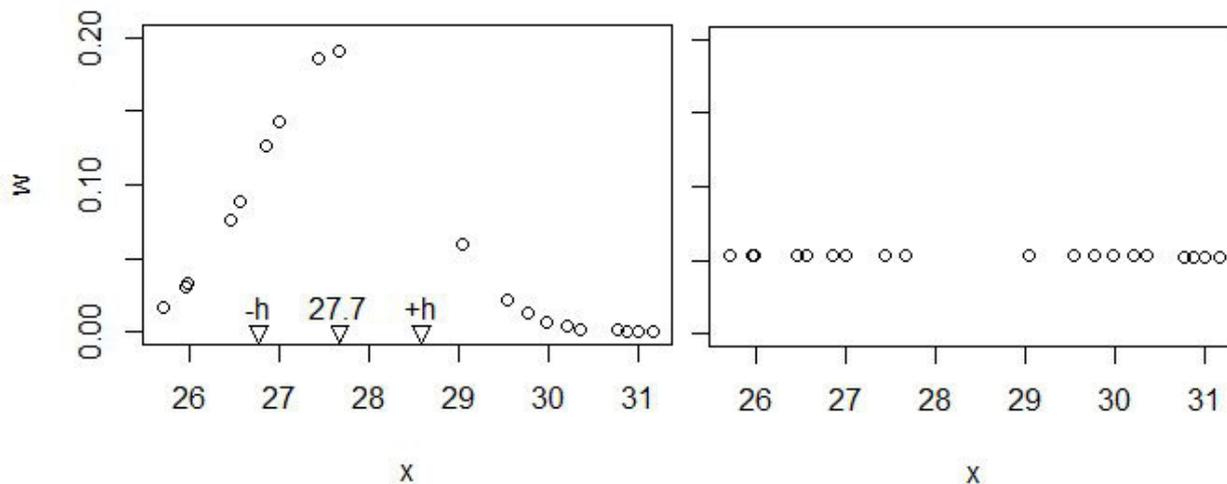
Помимо прямоугольной и треугольной весовых функций при сглаживании широкой популярностью пользуется функция Гаусса:

$$K(d) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{d^2}{2}} = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \exp\left(-\frac{(x-x_0)^2}{2h^2}\right)$$

У этой функции есть ряд преимуществ перед прочими функциями. Поскольку область определения этой функции составляет бесконечность, $\pm\infty$, для ее расчета не требуется отбирать значения x , соответствующие заданному окну, т. е. расчет функции можно выполнять по всем значениям ряда x . Величина h играет роль стандартного отклонения, значит, на расстоянии $\pm 3h$ от точки сглаживания весовые нагрузки станут практически равны нулю, т. е. в активные расчеты вовлекаются значения из интервала примерно $x_i \pm 3h$. Величину h можно назначить, исходя из соображений о нужной ширине окна сглаживания. Если для сглаживания температуры тела рептилии принять окно шириной 5 мин., то следует назначить $h = 0.9$, если округлять данные до 60 мин., то $h = 30$. Расчеты с этими параметрами выполняет скрипт; результаты приведены на рис. 10.

```

head(ve<-read.csv(«tve202280_5_10_46.csv»),2)
i<-c(530:538,541:550)
x<-round(ve[i,3],2)
h
d<-((x[9]-x)/h)
pro<-(1/sqrt(2*pi))*exp(-(d^2)/2)
(w<-round(pro/sum(pro),3))
(rez<-round(data.frame(i=i,x=x,d=d,W=pro,w=w,wx=w*x),3))
(y7<-sum(w*x))
    
```



<i>h=0.9</i>							<i>h=30</i>						
	<i>i</i>	<i>x</i>	<i>d</i>	<i>W</i>	<i>w</i>	<i>wx</i>		<i>i</i>	<i>x</i>	<i>d</i>	<i>W</i>	<i>w</i>	<i>wx</i>
1	530	25.96	1.900	0.066	0.031	0.805	1	530	25.96	0.057	0.398	0.053	1.376
2	531	25.70	2.189	0.036	0.017	0.437	2	531	25.70	0.066	0.398	0.053	1.362
3	532	25.98	1.878	0.068	0.033	0.857	3	532	25.98	0.056	0.398	0.053	1.377
4	533	26.45	1.356	0.159	0.076	2.010	4	533	26.45	0.041	0.399	0.053	1.402
5	534	26.56	1.233	0.186	0.089	2.364	5	534	26.56	0.037	0.399	0.053	1.408
6	535	26.85	0.911	0.263	0.126	3.383	6	535	26.85	0.027	0.399	0.053	1.423
7	536	26.99	0.756	0.300	0.143	3.860	7	536	26.99	0.023	0.399	0.053	1.430
8	537	27.44	0.256	0.386	0.185	5.076	8	537	27.44	0.008	0.399	0.053	1.454
9	538	27.67	0.000	0.399	0.191	5.285	9	538	27.67	0.000	0.399	0.053	1.467
10	541	29.04	-1.522	0.125	0.060	1.742	10	541	29.04	-0.046	0.399	0.053	1.539
11	542	29.54	-2.078	0.046	0.022	0.650	11	542	29.54	-0.062	0.398	0.053	1.566
12	543	30.98	-3.678	0.000	0.000	0.000	12	543	30.98	-0.110	0.397	0.052	1.611
13	544	30.34	-2.967	0.005	0.002	0.061	13	544	30.34	-0.089	0.397	0.053	1.608
14	545	30.87	-3.556	0.001	0.000	0.000	14	545	30.87	-0.107	0.397	0.052	1.605
15	546	31.15	-3.867	0.000	0.000	0.000	15	546	31.15	-0.116	0.396	0.052	1.620
16	547	30.77	-3.444	0.001	0.001	0.031	16	547	30.77	-0.103	0.397	0.052	1.600
17	548	30.19	-2.800	0.008	0.004	0.121	17	548	30.19	-0.084	0.398	0.053	1.600
18	549	29.98	-2.567	0.015	0.007	0.210	18	549	29.98	-0.077	0.398	0.053	1.589
19	550	29.76	-2.322	0.027	0.013	0.387	19	550	29.76	-0.070	0.398	0.053	1.577

Рис. 10. Расчет весовой функции Гаусса для значения x_9 при ширине окна $h = 0.9$ и $h = 30$
 Fig. 10. Calculation of the Gaussian weight function for the value x_9 at window widths $h = 0.9$ and $h = 30$

Весовые нагрузки узкого окна ($h = 0.9$) привлекают в расчеты практически только ближайших соседей, отстоящих от центра на 3–4 шага. Широкое окно ($h = 30$) привлекает все окрестные точки. Для нашего короткого ряда ($i = 1 \dots 19$) при $h = 30$ все веса оказались примерно одинаковы (они оценивают верхушку очень широкой гауссианы). Сглаживание с разными окнами дали разные значения y для точки 9: для окна $h = 0.9$ $y_9 = \sum wx = 27.278$, для $h = 30$ $y_9 = \sum wx = 28.61$.

Тренды

Выявление трендов в общем смысле не является задачей сглаживания, это задача поиска зависимостей (регрессии) или анализа составных временного ряда (Шитиков, Мастицкий, 2017). Однако этот метод может служить для целей заполнения пробелов в данных. Для выявления генеральных трендов используются линейная регрессия, для выявления периодических составляющих – синусоиды, для выявления хода специфических зависимостей – криволинейные функции, в т. ч. степенные, экспоненциальные, логарифмические и полиномиальные. С помощью полиномов различных степеней можно достаточно точно охарактеризовать динамику изучаемого признака. Как известно, полином $n-1$ -й степени может описать все n точек исходной выборки. Однако вычислять тренды, копирующие данные, нет

никакого смысла, поскольку при сглаживании стоит задача избавления от изменчивости, а не ее точное описание. Имеет смысл аппроксимация с помощью какой-либо гладкой функции $y_i = f(x_i)$. Однако необходимо помнить, что на конечный результат математического описания динамики какого-либо показателя накладывает отпечаток в большей мере форма той функции, которую предлагает теория, а не сами данные, которые наблюдаются в реальности.

В первом примере показано, что степенная функция зависимости массы тела от размера тела самцов гадюки позволяет выполнить интерполяцию для длины тела 25 см (11.4 г), для которой не было эмпирических данных (рис. 11).

```
head(ve<-read.csv(«vip.csv» ))
head(vm<-ve[ve$S==»m',])
head(ltp<-na.omit(vm[,10:11]))
x<-ltp$LT ; y<-ltp$P
tr<-lm(y~poly(x,2))
(new<-data.frame(x=seq(0,70,5)))
ypr<-predict(tr,newdata=new)
lt25<-data.frame(x=25)
p25<-predict(tr,newdata=lt25)
plot(ltp)
lines(data.frame(new,ypr))
points(lt25,p25,pch=16)
legend('topleft',legend=c(1,2),pch=c(1,16))
```

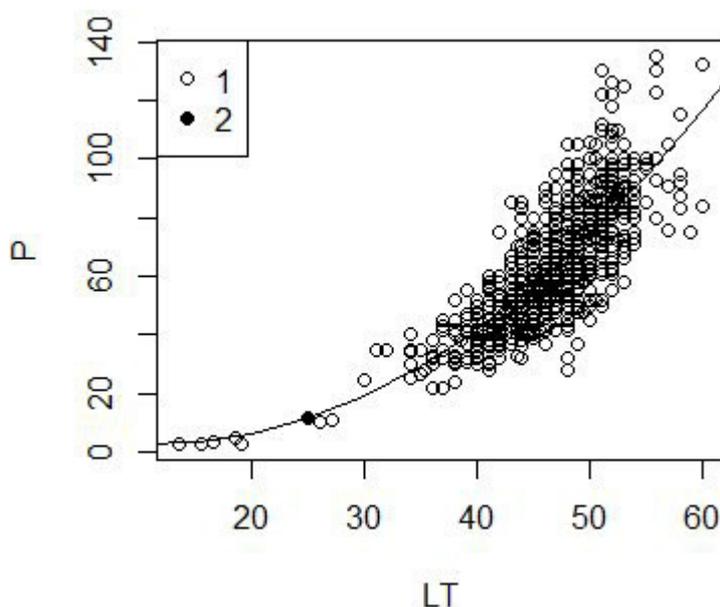


Рис. 11. Зависимость массы (P) от длины тела (LT) самцов гадюки (1) и прогноз массы для особи (2) длиной 25 см с помощью полиномиальной регрессии

Fig. 11. The dependence of mass (P) on body length (LT) of male vipers (1) and the forecast of mass for an individual (2) with a length of 25 cm using polynomial regression

Во втором примере зависимость температуры тела рептилии от времени суток описана с помощью серии полиномов разных степеней (рис. 12). Полином второй степени выявляет генеральная составляющая повышения температуры утром и понижение днем вечером. А полином двадцатой степени смог выразить колебания изменения температуры тела в дневное время, связанное с облачной погодой (периодические прерывания инсоляции).

В среде R аппроксимацию можно выполнить с помощью функций `lm()` и `glm()`, включающих в себя функцию `poly()`, которая упрощает расчеты. Основными аргумента-

ми является зависимые и независимые переменные, формула вида функции, степень полинома.

```
head(ve<-read.csv(<<tve202280_5_10_46.csv>>))
i<-seq(530,770) ; x<-ve[i,3]
xpr2<-predict(lm(x~poly(i,2)))
xpr20<-predict(lm(x~poly(i,20)))
plot(i,x,cex=1.2,pch=16,col='grey',type='l',lwd=4)
lines(data.frame(i,xpr2),lwd=3,lty=2)
lines(data.frame(i,xpr20),lwd=3)
legend('bottomright',legend=c(1,2,3),lty=c(1,2,1), col=c('grey',1,1),lwd=c(4,2,2))
```

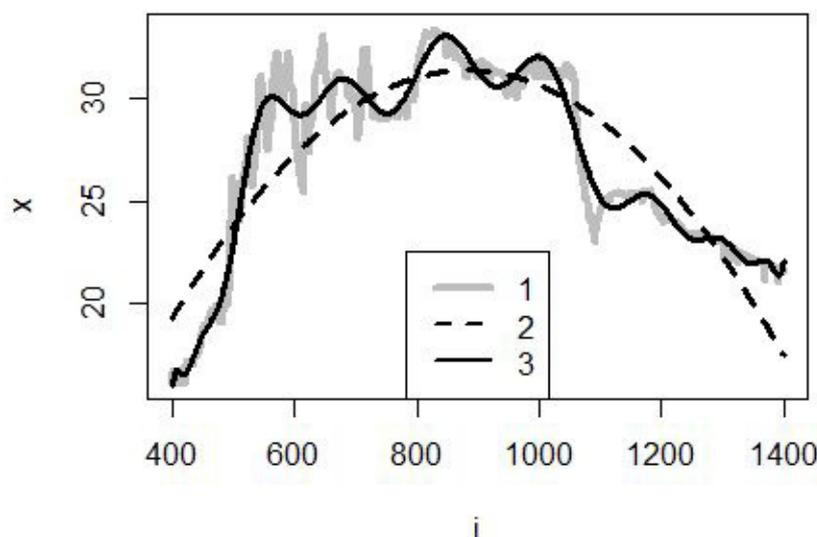


Рис. 12. Данные по температуре тела гадюки (1), сглаженные полиномами второго (2) и двадцатого (3) порядка; по оси абсцисс — минуты от полуночи

Fig. 12. Data on the body temperature of the viper (1), smoothed by polynomials of the second (2) and twentieth (3) order; on the axis of the abscissa — minutes from midnight

Выявленный тренд (уравнение) позволяет рассчитать недостающее значение y_i в пару к имеющемуся значению x_p , что и составляет метод заполнения по регрессии (Литтл, Рубин, 1990). Предсказания будут более обоснованными, если для восстановления пропуска использовать уравнения множественной регрессии с несколькими исходными переменными, не ограничиваясь линейными моделями, но добавляя и нелинейные члены.

Имитационное моделирование

Сгладить динамики равномерного процесса (и выполнить интерполяции) можно методом имитационного моделирования (Коросов, 2002, 2024). Имитационная модель призвана описывать зависимости переменных и процессы, длящиеся во времени и простирающиеся в пространстве. Жизнь модели превращается в серию шагов, которые

перебираются в цикле от первого до последнего. На каждом шаге рассчитывается новое значение y' , используя приращение dy' , которое было получено на предыдущем шаге:

$$dy_i = f(a, x_p, my_i),$$

$$my(i+1) = my_i + dy_p,$$

где dmy_i — приращение значения модели на i -м шаге,

a — коэффициенты пропорциональности,

x_i — значения независимых переменных (внешней среды),

my_i — значение модели на i -м шаге,

$my(i+1)$ — значение модели на следующем $i+1$ -м шаге.

Первое уравнение рассчитывает приращение модели, второе — новое значение модели. Зачастую представляет интерес ав-

тономный процесс, когда текущее приращение модели зависит от текущего модельного значения (здесь – линейно):

$$dy_i = a_1 + a_2 * my_i.$$

В расчете dy_i могут участвовать и внешние факторы (x_i), имеющие разную выраженность на разных шагах модели (в разные моменты времени):

$$dy_i = a_1 + a_2 * my_i + a_3 * x_i.$$

Чтобы модель хорошо описывала фактические данные, необходимо ее настроить, т. е. подобрать оптимальные коэффициенты a . С помощью функции минимизации `nlm()` или `optim()` приходится подбирать такие коэффициенты a , чтобы минимизировать невязку, свести к нулю сумму квадратов отклонения модельных значений от эмпирических: $\sum (y - my)^2 \rightarrow 0$.

Важно отметить, что модель с одними и теми же коэффициентами a рассчитывает значения y на каждом шаге, следовательно, шаги должны быть *равномерными*, одинаковой длительности или длины. Проще всего заранее подобрать множество шагов (ось абсцисс) таким образом, чтобы они начиналась с единицы $i_1 = 1$ и прирастали тоже на 1, т. е. были рядом натуральных чисел: $i = 1, 2, 3 \dots m$.

Для имитации увеличения массы самцов гадюки (p) по мере увеличения длины тела (lt) в качестве шага выбрали прирост на 1 см: $i_1 = 1$ см, $i_2 = 2$ см ... $i_{60} = 60$ см, $ns = 60$.

```
#=====  
===== model =====  
yymod<-function(a){ yy[1]<-a[3]  
for (i in 1:(ns-1)) ;{dy  
yy[i+1]  
#===== minimizing =====  
minres<-function(p) {yy<-yymod(p)  
return(sum((y-yy[x])^2,na.rm=TRUE))}  
#----- read data -----  
head(data<-read.csv(«vip.csv» ))  
head(vm<-data[data$S==’m’,])  
head(xy<-na.omit(vm[,10:11]))  
(N<-nrow(xy)) ; n  
(x<-c(1,xy$LT[r])) ; (y<-c(1,xy$P[r]))  
#----- modeling -----  
ns<-60; s  
p<-c(1,0.01,0)  
(mod<-nlm(minres,p))  
a<-mod$estimate  
(p<-a)  
#----- plot result model -----  
yy<-yymod(p)  
plot(x,y,xlim=c(1,60),ylim=c(1,130))  
lines(s,yy,lwd=2,col=3)  
points(25,yy[25],pch=16)
```

В первом блоке задана функция расчета модельных значений y , причем первое значение теоретического ряда yy рассматривается как настраиваемый параметр. Во втором блоке задана функция расчета невязки – суммы квадратов отклонения модели от реальности. В третьем блоке прочитаны данные и подготовлены для манипуляции; в эмпирические ряды добавлена пара значений $p = 1$ и $lt = 1$ для стабилизации хода модельной кривой. В следующем блоке задана структура модели – 60 шагов по 1 см, массив под расчетные значения, приблизительные модельные параметры p ; выполнена настройка модели. В последнем блоке рассчитаны модельные значения и построена диаграмма (рис. 13); у гадюки с длиной тела 25 см прогнозная масса – 15.7 г. В целом эта модель отличается от полиномиальной тем, что не требует аргумента x .

Локальная регрессия

Этот метод аппроксимации данных не обременяет результаты теоретическими соображениями и обладает высокой степенью гибкости. Метод во многом похож на фильтр. В его основу так же положено скользящее окно определенного размера.

Отличие состоит в том, что в каждом окне рассчитывается не взвешенная средняя по соседним точкам, а точечный *прогноз по локальной линии регрессии*, построенной по точкам, попавшим в окно. Прогнозное значение приписывается центру окна (рис. 14). Поскольку регрессия аппроксимирует каждое из значений ряда, результирующая кривая оказывается плавной. При этом участие каждой точки в расчете линии регрессии зависит от расстояния до центра окна, т. е. используется парзеновское окно.

В среде R для такого сглаживания одной переменной x удобно пользоваться функцией `lowess(x,f)` с двумя аргументами: x – вектор для сглаживания, f – ширина окна, отнесенная к длине ряда $f = h/n$. Функция сразу возвращает сглаженное значение, готовое к нанесению на диаграммы. Название `lowess` – это акроним от **local weighted regression**.

Для построения поверхности, когда одновременно аппроксимируется две или несколько входных переменных, используется функция `loess()` (хотя она может сглаживать и один ряд). Подбор коэффициентов для локальной регрессии (линейной или полиномиальной) осуществляется либо методом наименьших квадратов, либо с помощью алгоритмов подгонки – минимизации сум-

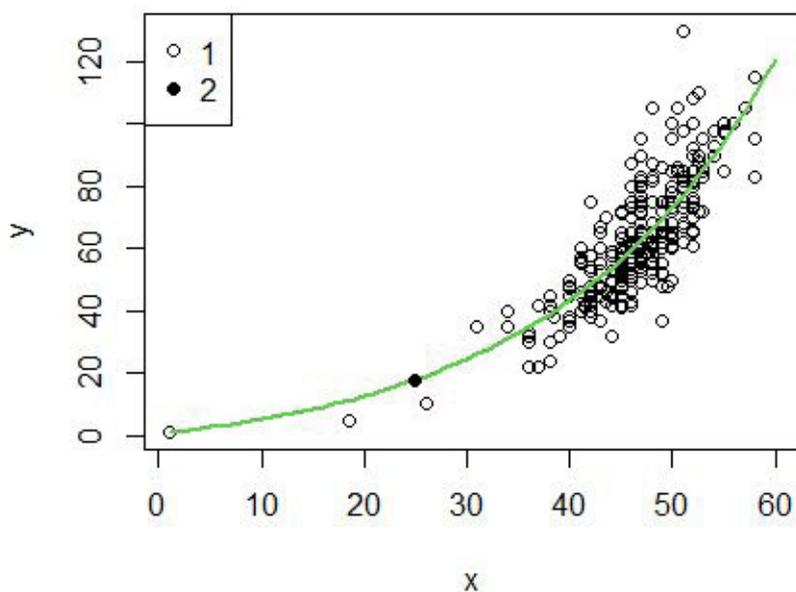


Рис. 13. Имитация зависимости массы (P) от длины тела (LT) самцов гадюки (1) и прогноз массы (2) для особи длиной 25 см

Fig. 13. Simulation of the dependence of mass (P) on body length (LT) of male vipers (1) and the forecast of mass (2) for an individual with a length of 25 cm

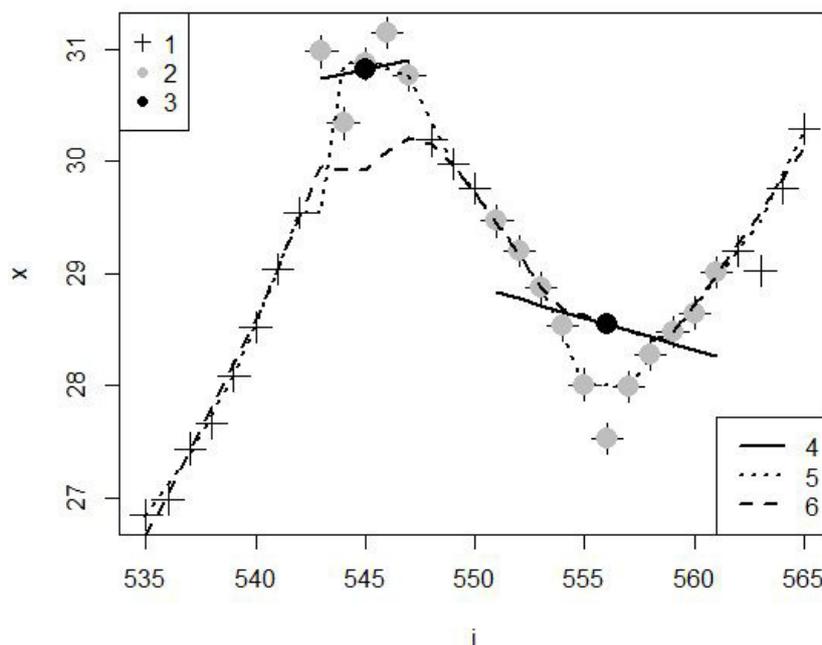


Рис. 14. Поминутная динамика температуры тела гадюки и расчет сглаженных значений y_{545} в окне размером $h = 5$ и y_{556} в окне размером $h = 11$: 1 – исходные значения x , 2 – значения, попавшие в окно $h = 5$ в окрестностях точки x_{545} и в окно $h = 11$ в окрестностях точки x_{556} , 3 – точки y_{545} и y_{556} , рассчитанные по регрессии, 4 – линии регрессии по 5 и по 11 точкам, 5 – линия от функции $\text{lowess}()$ с окном $h = 5$ ($f = 5/31 = 0.16$), 6 – линия от функции $\text{lowess}()$ с окном $h = 11$ ($f = 11/31 = 0.34$)

Fig. 14. Minute-by-minute dynamics of the viper's body temperature and calculation of smoothed values of y_{545} in a window of size $h=5$ and y_{556} in a window of size $h = 11$: 1 – initial values of x , 2 – values that fell into the window $h = 5$ in the vicinity of point x_{545} and into the window $h = 11$ in the vicinity of point x_{556} , 3 are points y_{545} and y_{556} calculated from regression, 4 are regression lines for 5 and 11 points, 5 is a line from the $\text{lowess}()$ function with a window of $h = 5$ ($f = 5/31 = 0.16$), 6 – line from the $\text{lowess}()$ function with a window of $h = 11$ ($f = 11/31 = 0.34$)

мы квадратов отклонений (Chambers et al., 2018; Difference..., 2018).

На рис. 14 видно, что значения, спрогнозированные нами напрямую по линии локальной регрессии, практически совпадают

со значениями, предсказанными функцией lowess. Отличие связано с тем, что при расчете нашей (иллюстративной) регрессии поправка на расстояние от центра окна не вводилась.

```
head(ve<-read.csv(«tve202280_5_10_46.csv»))
i<-c(535:565) ; x<-round(ve[i,3],2)
di<-c(9:13) ; h<-length(di)
dh<-h/length(i) ; (ce<-1+(h-1)/2)
reg<-lm(x[di]~i[di]) ;(xx<-predict(reg))
spx<-lowess(x,f = dh)
ilx<-data.frame(i,spx)[,c(1,3)]
plot(i,x,cex=2,pch=3)
points(i[di],x[di],cex=2,pch=16,)
points(i[di[ce]],xx[ce],cex=2,pch=16)
lines(i[di],xx,lwd=2)
lines(ilx,col=1,lty=3,lwd=2)
legend('topleft',legend=c(1,2,3),pch=c(3,16,16),col=c(1,'grey',1))
legend('bottomright',legend=c(4,5,6),lty=c(1,3,2),lwd=c(2,2,2))
```

Как и для линейного фильтра, чем шире выбрано окно для локальной регрессии, тем более плавной становится сглаженная линия, чем окно уже, тем подробнее отображаются перепады значений признака x.

Сплайн

Сплайн представляет собой кривую, «сшитую» «встык» из нескольких кривых полинома 2-3 порядка (рис. 15).

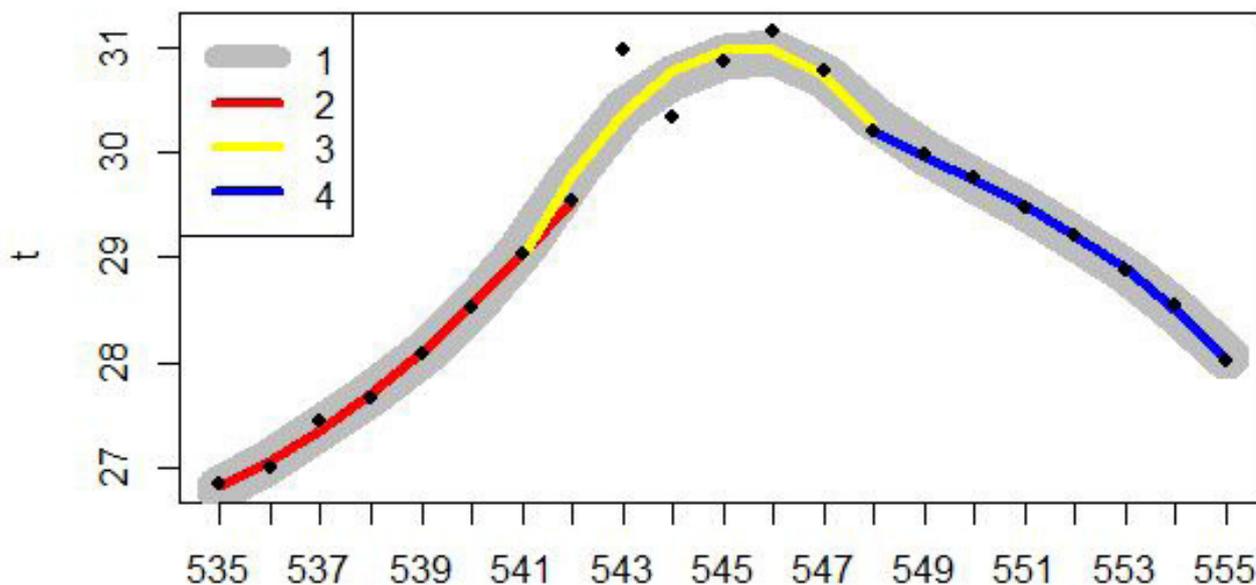


Рис. 15. Сглаживание исходных данных по температуре тела гадюки с помощью сплайна (1) и трех кривых кубического полинома для трех участков по 8 точек (2-4)

Fig. 15. Smoothing of the initial data on the viper body temperature using a spline (1) and three cubic polynomial curves for three sections of 8 points (2-4)

В среде R сплайн строится с помощью функции `smooth.spline(t,spar)` с двумя основными аргументами — именем исходного ряда данных (x) и базовой длиной отрезка (шириной окна) для которого строится локальная полиномиальная кривая ($spar$). Чем больше величина $spar$, тем более плавной будет сглаженная кривая. Серьезную тех-

ническую проблему представляет «сшивку» каждой пары кривых. Однако этот вопрос выходит за рамки нашей темы, поэтому остается только ограничиться иллюстрацией того факта, что три полиномиальных кривых длиной по 8 точек ($spar=8/21=0.38$) вполне точно ложатся на кривую сплайна.

```
head(ve<-read.csv("tve202280_5_10_46.csv"))
d<-c(535:555) ; t<-round(ve[d,3],2) ; i<-1:length(d)
spx<-lowess(t,f = 0.38)
plot(i,t,cex=2,pch=3,type='n',xaxt='n')
spx2<-smooth.spline(t,spar=0.38)
lines(spx2,lwd=20,col='grey')
a=1:8 ; b=7:14 ; c=14:21
is<-data.frame(a,b,c) ; xs<-data.frame(t[a],t[b],t[c])
y<-xs[,1] ; x<-is[,1]
lines(x,predict(lm(y~poly(x,3))),lwd=4,col='red')
y<-xs[,2] ; x<-is[,2]
lines(x,predict(lm(y~poly(x,3))),lwd=4,col='yellow')
y<-xs[,3] ; x<-is[,3]
lines(x,predict(lm(y~poly(x,3))),lwd=4,col='blue')
points(i,t,cex=.8,pch=16)
legend('topleft',legend=c(1,2,3,4),lwd=c(10,4,4,4),
col=c('grey','red','yellow','blue'))
axis(1,at=i,d)
```

Разрывающие фильтры

Помимо фильтров, сглаживающих изменчивость, предложены разнообразные фильтры, подчеркивающие аномальную изменчивость, существенные перепады значений. Это разностные, разрывающие, контрастоповышающие, дифференцирующие, повышающие резкость и др. фильтры (Дэвис, 1990; Гонсалес и др., 2005, 2012; Иванов и др., 2007; Яне, 2007). Основная идея состоит в том, что первая и вторая производные от изучаемой функции (ряда) x будут резко меняться в местах перепада значений x . Соответственно, их графики и высказывающие значения позволяют судить о нарушении плавной динамики показателя, о наличии границы между областями, перегиба на графике относительно спокойного изменения переменной x . Разрывающие фильтры включают в свои формулы аналоги первой и второй производных.

Мы рассмотрим только один из таких фильтров – расщепляющее окно. Этот фильтр составлен из двух частей, левой (l) и правой (r) относительно центральной точ-

ки, которой приписывается отфильтрованное значение. В формуле сравниваются две половинки окна и их количественные показатели – средняя (M) и дисперсия (S^2):

$$D^2 = \frac{(M_l - M_r)^2}{S_l^2 + S_r^2}$$

При оценке параметров центр окна x_i входит и в левую, и в правую выборки.

Полученная метрика будет иметь минимальное значение, когда разность между средними отсутствует, а дисперсии велики; это соседние точки на вершинах и на дне впадин. Величина D отыскивает положение экстремумов.

При анализе суточного хода температуры тела гадюки (рис. 16), большой интерес представляют ее резкие перепады, свидетельствующие либо об изменении потока инсоляции в тени облаков, либо о терморегуляторной реакции, меняющей текущую температуру тела. Провалы, обнаруженные разрывающим окном, четко соответствуют точкам перелома хода кривой.

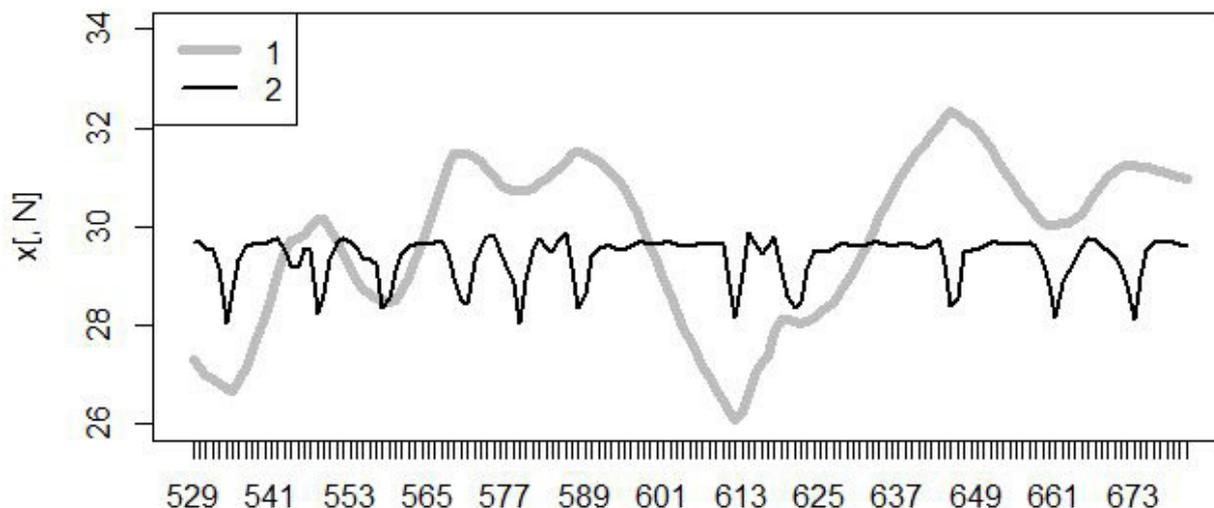


Рис. 16. Поминутный ход дневной температуры тела гадюки (1) и динамика показателя перегиба разрывающего окна (2) с шириной окна $h=7$

Fig. 16. The minute-by-minute course of the daily body temperature of the viper (1) and the dynamics of the inflection index of the bursting window (2) with a window width of $h=7$

```
head(ve<-read.csv("tve202280_5_10_46.csv"))
i<-c(535:565) ; x<-round(ve[i,3],2)
di<-c(9:13) ; h<-length(di)
dh<-h/length(i) ; (ce<-1+(h-1)/2)
head(ve<-read.csv("tve202280_5_10_46.csv"))
di<-c(525:685) ; te<-ve[di,3]
n<-length(di)
h
t<-lowess(te,f = .08)$y
j<-seq(1,m) ; x<-t[j]
for (i in 1:(h-1)){x<-data.frame(x,t[j+i])}
M<-abs(apply(x[,1:N],1,mean)-apply(x[,N:h],1,mean))^2
S<-apply(x[,1:N],1,sd)^2+apply(x[,N:h],1,sd)^2
(msc<-data.frame(M,S,c=round(sqrt(M/S),2)))
plot(x[,N],ylim=c(26,34),type='l',col='grey',lwd=5,xaxt='n')
lines(msc[,3]+28,lty=1,lwd=2)
axis(1,at=j,di[j+N])
legend('topleft',legend=c(1,2),lwd=c(5,2),col=c('grey',1))
```

Главные компоненты

Компонентный анализ предназначен для выявления структуры отношений многомерных данных, вычлняя группы зависимых признаков и группы сходных объектов. Этим методом обрабатывают двумерные таблицы, в которых столбцы имеют смысл отдельных переменных, а строки относятся к отдельным объектам. На основе этих исходных характеристик он рассчитывает линейные индексы (главные компоненты), коэффициенты в которых показывают, насколько сильно исходные признаки коррелируют друг с другом. Расчетные значения главных компонент выражают некие общие причины, из-за которых группы признаков изменя-

ются согласованно, а объекты оказываются разделенными на группы по силе сходства (Дэвис, 1990).

Один из вариантов применения компонентного анализа – изучение последовательностей, временных рядов, для выявления доминирующих трендов и периодических составляющих (Ефимов и др., 1988). С целью формирования из одного временного ряда двумерного массива используется принцип скользящего окна – последовательно со смещением на 1 шаг выбирают серию из h соседних значений (h – ширина окна, или лаг), из которых формируют таблицу исходных значений.

Рассматривая данные по суточной динамике температуры рептилии (рис. 17),

можно заметить, столбцы таблицы составлены из фрагментов исходного ряда («tve202280_5_10_46.csv»), смещенных от-

носительно друг друга. Все расчеты описаны в скрипте «[script 01 PCA as filter.R](#)».

```
> head(te, 40)
 [1] 21.3 20.9 20.7 20.3 20.0 19.8 19.0 19.3 19.1 18.8 18.0
[12] 18.2 18.0 17.1 17.5 17.2 16.9 16.8 16.4 16.0 16.7 16.9
[23] 17.5 19.4 19.7 24.2 27.1 29.0 29.0 30.1 28.4 27.9 31.9
[34] 29.1 30.9 29.4 31.3 29.0 29.4 29.9
> head(xt, 10)
      A      B      C      D      E      F      G      H      I      J      K
1  21.3 20.9 20.7 20.3 20.0 19.8 19.0 19.3 19.1 18.8 18.0
2  20.9 20.7 20.3 20.0 19.8 19.0 19.3 19.1 18.8 18.0 18.2
3  20.7 20.3 20.0 19.8 19.0 19.3 19.1 18.8 18.0 18.2 18.0
4  20.3 20.0 19.8 19.0 19.3 19.1 18.8 18.0 18.2 18.0 17.1
5  20.0 19.8 19.0 19.3 19.1 18.8 18.0 18.2 18.0 17.1 17.5
6  19.8 19.0 19.3 19.1 18.8 18.0 18.2 18.0 17.1 17.5 17.2
7  19.0 19.3 19.1 18.8 18.0 18.2 18.0 17.1 17.5 17.2 16.9
8  19.3 19.1 18.8 18.0 18.2 18.0 17.1 17.5 17.2 16.9 16.8
9  19.1 18.8 18.0 18.2 18.0 17.1 17.5 17.2 16.9 16.8 16.4
10 18.8 18.0 18.2 18.0 17.1 17.5 17.2 16.9 16.8 16.4 16.0
```

Рис. 17. Фрагмент временного ряда (te, $n = 288$; замеры взяты через 20 мин. для 4 суток) и фрагмент массива (xt, 11×277), составленного из отрезков по $h = 11$ значений

Fig. 17. Fragment of the time series (te, $n = 288$; measurements were taken after 20 min. for 4 days) and a fragment of an array (xt, 11×277) made up of segments of $h = 11$ values

При исследовании временных трендов предполагается, что каждое значение временного ряда в каком-то смысле определяется серией предыдущих значений. «Нарезая» ряд на фрагменты, в центр внимания мы помещаем такую связанную совокупность соседних значений (Коросов, 1996). В примере массив составлен из 11 соседних значений, формирующих 11 столбцов. Они играют роль отдельных переменных, между которыми отыскиваются корреляции и для которых подбираются коэффициенты пропорциональности в главных компонентах, факторные нагрузки (они же весовые коэффициенты). Каждый столбец относительно другого представляет собой показатель «температура в близкий момент времени». Коэффициенты парной корреляции между такими столбцами имеют смысл автокорреляции и свидетельствуют о силе зависимости температуры в момент i от температуры в предыдущие моменты $i-1, i-2, i-3, \dots$. Факторные нагрузки концентрируют информацию обо всех взаимных корреляциях. Факторные нагрузки, соответствующие одной компоненте, по сути представляют собой автокорреляционную функцию по длине, рав-

ной ширине окна; в терминах сглаживания факторные нагрузки одной компоненты – это весовая функция, ядро. Поскольку динамика автокорреляций на разных фрагментах может быть разной, компонентный анализ рассчитывает несколько главных компонент, несколько наборов факторных нагрузок (несколько наиболее характерных для данного ряда автокорреляционных функций). При этом выполняются условие ортогональности компонент и условие снижения дисперсий главных компонент.

Решить, какие компоненты имеют смысл, помогает анализ величины их дисперсий (рис. 18. $m.e\$values$). Поскольку исходные значения нормированы и центрированы, средняя дисперсия одного признака равна 1, а полная дисперсия комплекса равна числу изучаемых переменных, в примере – 11. В нашем случае только первые две дисперсии больше единицы, а последующие – меньше единицы, что меньше дисперсии отдельной исходной переменной, значит, ими можно пренебречь. Итак, только первые две компоненты могут быть интересны, прочие в основном отражают стохастический шум.

```

> round(m.e$values[1:5],2)
[1] 8.80 1.39 0.33 0.16 0.08
> round(m.e$vector[,1:5],2)
      [,1] [,2] [,3] [,4] [,5]
[1,] -0.27 -0.42  0.41  0.40 -0.41
[2,] -0.29 -0.39  0.30  0.10  0.09
[3,] -0.30 -0.32  0.09 -0.23  0.47
[4,] -0.31 -0.23 -0.14 -0.41  0.16
[5,] -0.32 -0.12 -0.35 -0.33 -0.19
[6,] -0.32  0.00 -0.43  0.00 -0.29
[7,] -0.32  0.12 -0.35  0.33 -0.19
[8,] -0.31  0.23 -0.14  0.41  0.16
[9,] -0.30  0.32  0.09  0.22  0.47
[10,] -0.29  0.39  0.30 -0.10  0.09
[11,] -0.27  0.42  0.41 -0.40 -0.41
    
```

Рис. 18. Значения дисперсий (m.e\$values) и факторные нагрузки (m.a\$vector) первых пяти компонент (окно $h = 11$)

Fig. 18. Variance values (m.e\$values) and factor loadings (m.a\$vector) of the first five components (window $h = 11$)

Как правило, факторные нагрузки первой компоненты представлены почти равными значениями, что соответствует плоскому фильтру (или прямоугольному ядру), фактически это простая скользящая средняя, включающая в расчет h соседних значений с почти равными весами (см. рис. 18). Со-

ответственно, график первой главной компоненты представляет собой сглаженную общую динамику изучаемого показателя (рис. 19). Отметим, что в качестве исходных данных взят ряд из центра окна (xt[,6]). Чем шире окно, тем более плавным будет график компоненты (рис. 20).

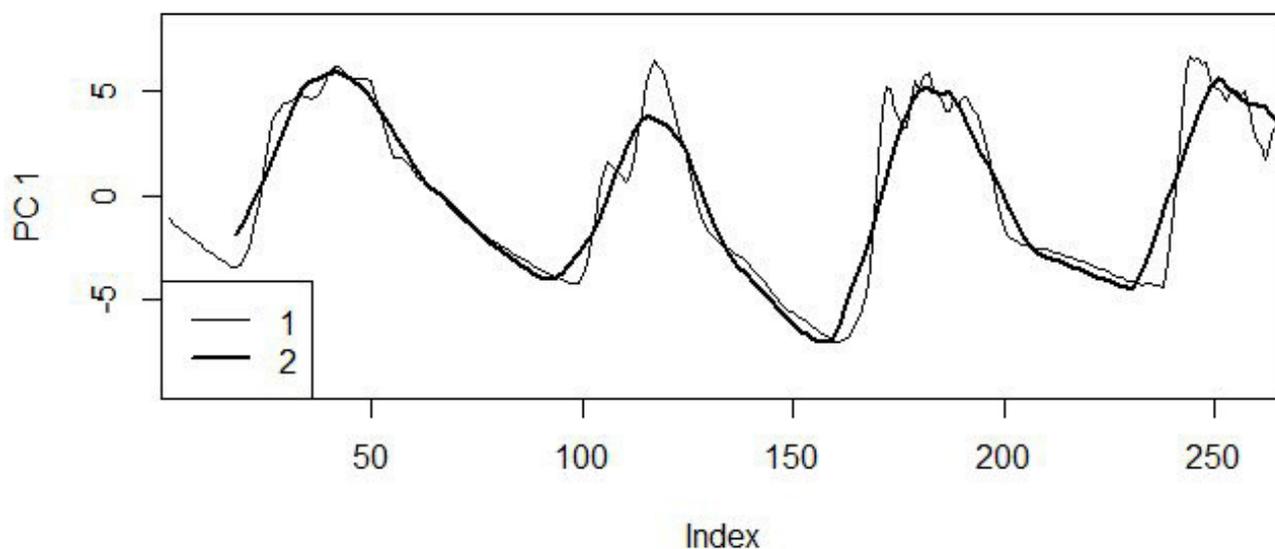


Рис. 19. Сглаживание с помощью первой главной компоненты (окно $h = 11$); 1 – исходные шкалированные данные (st[,6]*3.2), 2 – форма фильтра PC1 (график факторных нагрузок первой компоненты, m.e\$values[,1]), 3 – значения первой главной компоненты

Fig. 19. Smoothing using the first main component (window $h = 11$); 1 is the original scaled data (st[,6]*3.2), 2 is the form of the PC1 filter (graph of factor loads of the first component, m.e\$values[,1]), 3 is the values of the first main component

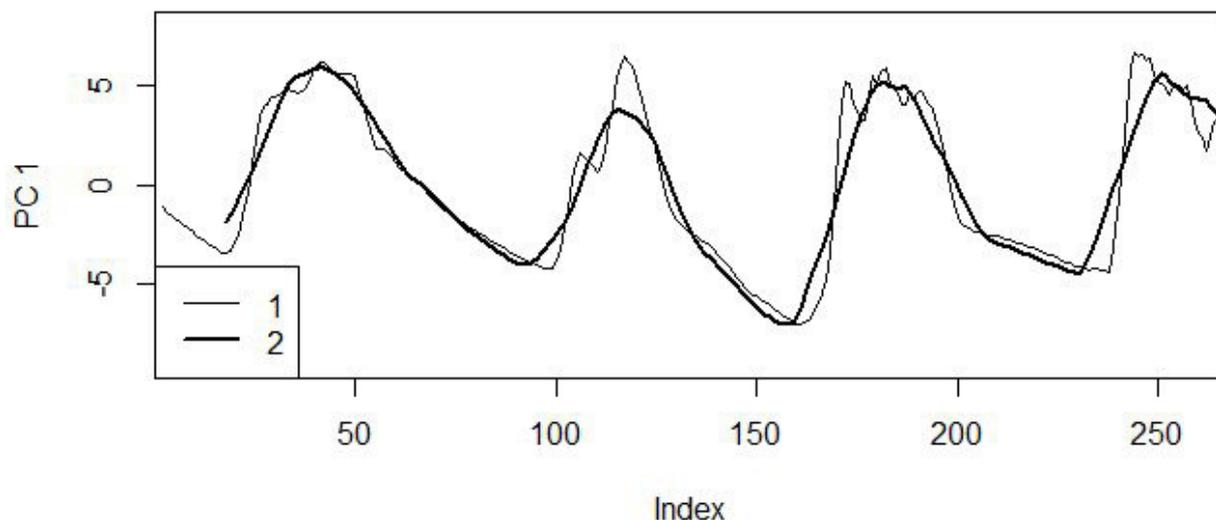


Рис. 20. Графики первой главной компоненты: 1 — окно $h = 5$, 2 — окно $h = 21$

Fig. 20. Graphs of the first main component: 1 — window $h = 5$, 2 — window $h = 21$

Факторные нагрузки второй компоненты представляют собой набор значений, по форме похожий на какой-либо другой типичный фрагмент исходного ряда. В нашем случае это левый склон круто восходящей волны: первые значения коэффициентов большие отрицательные, последние – большие положительные (см. рис. 18, $m.e\$vectors[,2]$). Расчетные значения второй главной компоненты будут тем выше, чем точнее изучаемый фрагмент по форме соответствует этим факторным нагрузкам. Так, начальные значения температур показывают плавное снижение, что плохо соответствует нагрузкам во второй компоненте, следовательно, значения второй компоненты оказались довольно низкими (около нуля). Начиная с 15-го отсчета график температур начал подниматься, стал больше соответствовать «волне» второго набора нагрузок, вследствие чего значения второй компоненты стали возрастать и достигли пика примерно на 20-м отсчете (рис. 21). Затем начался период переменной температуры, что привело к падению величины второй компоненты. К концу первого дня (40–45-й отсчет) температура стала резко падать, что прямо противоположно графику нагрузок-2, поэтому значения второй компоненты оказались большими отрицательными. На протяжении последующих дней наибольшая скорость прироста температуры хорошо отражается максимальными пиками второй компоненты, наибольшая

скорость падения – резкими провалами (см. рис. 21).

На основании этих описаний первую компоненту можно назвать «средняя взвешенная температура», вторую – «скорость роста температуры».

В отличие от других вариантов фильтрации, форма фильтра в компонентном анализе задается не произвольно, но исходя из автокорреляционных зависимостей между соседними значениями, т. е. исходя из структуры корреляций. В каком-то смысле это «естественные» корреляционные фильтры.

Продолжая тему анализа временного ряда, необходимо отметить, что и спектральный анализ (поиск периодических компонент ряда) также рассматривается как вариант линейной фильтрации, когда в качестве фильтров берутся отрезки гармоник (Ефимов и др., 1988).

К числу многомерных методов, которые используют скользящее окно для целенаправленного видоизменения рядов данных, можно отнести методы, применяющие не метрику корреляций между фрагментами ряда, а метрики евклидовых расстояний, в т. ч. и между нечисловыми показателями (например, по числу совпадений). В таком случае для сглаживания можно использовать неметрическое шкалирование и модификацию метода главных компонент – PCA-seq (Efimov et al., 2019).

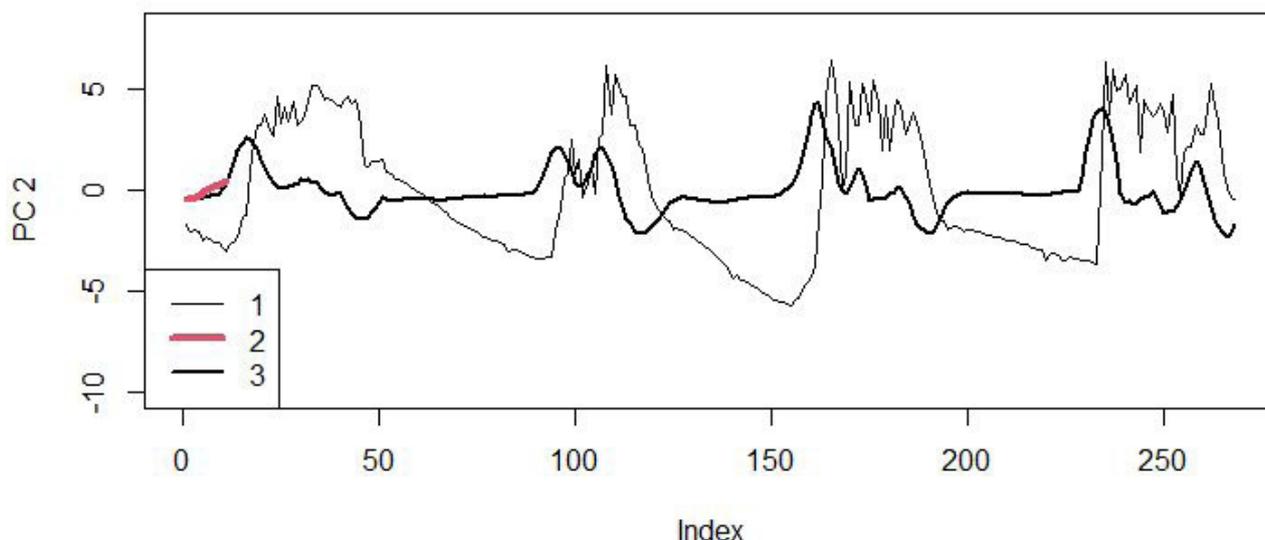


Рис. 21. Сглаживание с помощью второй главной компоненты (окно $h = 11$); 1 – исходные шкалированные данные ($st[,7]*3.2$), 2 – форма фильтра PC2 (график факторных нагрузок второй компоненты, $m.e\$values[,2]$), 3 – значения второй главной компоненты

Fig. 21. Smoothing by using the second main component (window $h = 11$); 1 – initial scaled data ($st[,7]*3.2$), 2 – the form of the PC2 filter (graph of factor loads of the second component, $m.e\$values[,2]$), 3 – values of the second main component

Оригинальные методы исследований

В центре теории ядерных методов находится понятие ядра. Динамические иллюстрации смысла ядерных методов можно увидеть на сайте (Kernel..., 2023).

Ядро

Ядро – это набор коэффициентов, с помощью которых значения x , попадающие в окно, преобразуются в единственное значение y_i . Ядерная функция – это математический метод расчета весовых коэффициентов в ядре (Воронцов, 2007). Ядро, скользящее вдоль ряда значений x , превращает его в ряд сглаженных значений y . В нашем первом примере (см. рис. 5) коэффициенты 0.33, 0.33, 0.33, служащие для расчета скользящей средней по тройкам, это и есть ядро. Можно выразиться и по-другому: ядро – это вторая функция w , которая в процессе свертки превращает функцию x в функцию y . В приведенных выше примерах ядра строились методом ближайших соседей.

В методах оценки ядерных плотностей распределения и ядерной регрессии используется Парзенское окно. Весовые

коэффициенты этого окна назначаются пропорционально расстоянию d значений x от центра окна x_i . Для характеристики размера ядра (фильтра) используются разные термины: ширина окна, лаг, ширина ядра, диаметр ядра, полоса фильтрации, полоса пропускания. По сути все они обозначают ширину окна, которое скользит вдоль по ряду значений x и с помощью той или иной ядерной функции превращает группу видимых значений x в сглаженные значений y .

Ядерные функции могут быть различными, т. е. способы расчета весовых коэффициентов могут различаться (Норкин, 2024). В прямоугольном ядре весовые коэффициенты одинаковы для всех значений, попавших в окно. В треугольном ядре веса снижаются от центра к периферии прямо пропорционально расстоянию, гауссова ядерная функция задает плавное снижение весов. Предложены ядра и с другими свойствами, которые специально задаются в аргументах соответствующих функций среды R ("rectangular", "triangular", "epanechnikov", "biweight", "gaussian", "cosine", "optcosine") (рис. 22).

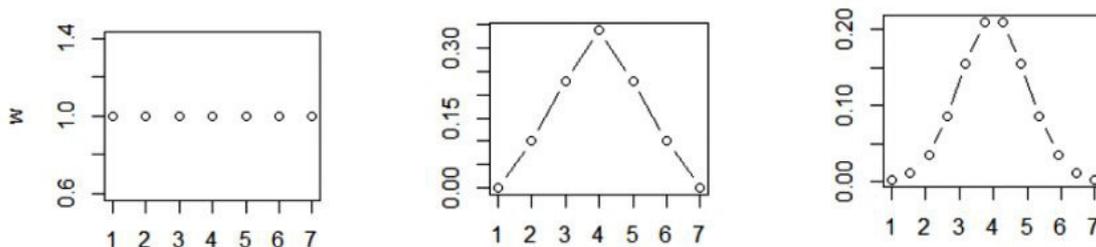


Рис. 22. Виды ядерных весовых функций: А — прямоугольная, Б — треугольная, В — Гаусса
 Fig. 22. Types of nuclear weight functions: A — rectangular, B — triangular, C - Gaussian

Ядерная регрессия

Ядерная регрессия, или ядерное сглаживание, служит для общей характеристики зависимости одной переменной (в примере — температура, x) от другой (в примере — минуты суток, i). Технология процесса ядерного сглаживания в общем рассмотрена выше (см. Весовая функция Гаусса). Вначале выбирается ширина окна h и вид ядерной функции K для назначения весовых коэффициентов w для точек x , попавших в окно (в зависимости от их расстояния d до центра). Ядро (окно) скользит вдоль ряда i , поочередно выделяя группы значений x , назначая им весовые коэффициенты w , рассчитывая произ-

ведения wx и их сумму, которая и оказывается значением y , относящимся к центру окна (Воронцов, 2007; Кэмерон, Триведи, 2015).

В среде R сглаживание выполняется с помощью функции `ksmooth()`, основные аргументы — это массив данных для сглаживания (x, y), принятая ядерная функция (kernel) и ширина окна (bandwidth — полоса пропускания) в единицах оси абсцисс (x). Аргумент устанавливает прямоугольную весовую функцию, т. е. расчет простых средних; соответствует гауссиане. На рис. 23 представлены результаты сглаживания с помощью узкого $h = 5$ и широкого $h = 50$ окон и гауссианы как весовой функции.

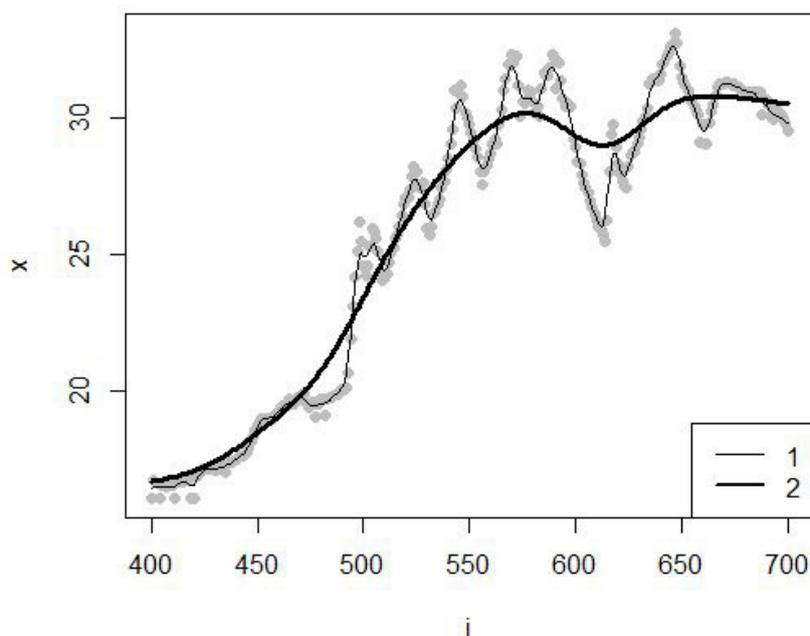


Рис. 23. Сглаживание динамик суточной температуры тела гадюки (6–16 часов) с помощью ядерной регрессии для окон размером $h = 5$ (1) и $h = 50$ (2) (ядерная функция — гауссиана)

Fig. 23. Smoothing the dynamics of the daily body temperature of a viper (6–16 hours) using nuclear regression for windows of size $h = 5$ (1) and $h = 50$ (2) (Gaussian nuclear function)

Предложены и другие технологии расчета ядерной регрессии, например, пакет `{np}` среды R позволяет глубже анализи-

ровать ядерную регрессию, в частности рассчитывать доверительные интервалы (Nonparametric..., 2024).

```
head(ve<-read.csv("tve202280_5_10_46.csv"))
i<-seq(400,700) ; x<-ve[i,3]
y5 <-ksmooth(i,x,kernel = "normal",bandwidth = 5)
y50<-ksmooth(i,x,kernel = "normal",bandwidth = 50)
plot(i,x,pch=16,col='grey')
lines(y5)
lines(y50,lwd=3)
legend('bottomright',legend=c(1,2),lwd=c(1,2))
```

Предложены и другие технологии расчета ядерной регрессии, например, пакет {np} среды R позволяет глубже анализировать ядерную регрессию, в частности рассчитывать доверительные интервалы (Nonparametric..., 2024).

Ядерное сглаживание распределений

Исходная совокупность для сглаживания распределений представляет собой наборы значений x , как близкие друг к другу (сконцентрированные в одних областях оси x), так и взаимно удаленные (разреженные группы). Сглаживанию подлежат не значения x , а частота повторений или «сгущений» значений x . В процессе расчетов формируется

ряд новых относительных частот p_j , новое распределение.

В среде R ядерную оценку плотности распределения выполняет функция `density()`. Внешне ее работу можно представить следующим образом (рис. 24):

```
plot(density(x=c(1,2,2.3),bw=.4))
```

Вокруг каждого исходного значения x_j (в примере их всего три) строятся «ядра» – отдельные «искусственные» распределения (в примере – нормальные). Затем все ядра объединяются, т. е. суммируются их относительные частоты; результирующее распределение и является искомой сглаженной оценкой плотности (Everitt, Hothorn, 2011).

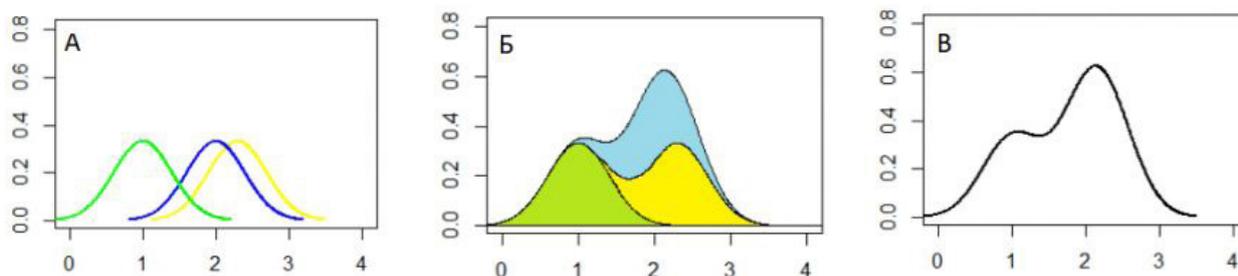


Рис. 24. Этапы построения оценки плотности распределения для $x \leftarrow c(1,2,2.3)$: А – построение ядер, Б – объединение ядер, В – результирующая плотность распределения

Fig. 24. The stages of constructing a distribution density estimate for $x \leftarrow c(1,2,2.3)$: А – building the, Б – combining the kernels, В – the resulting distribution density

Привычная форма представления распределения – это гистограмма, для построения которой ось x разбивается на серию равновеликих интервалов, в которых подсчитывается число значений x , попавших в пределы каждого интервала a_j . К сожалению, форма гистограммы существенно меняется в зависимости от ширины выбранного интервала и положения первого отсчета x_{\min} . Ядерная оценка призвана, во-первых, сделать гистограмму независимой от ширины интервала, во-вторых, дополнить случайные провалы в контуре распределения.

Процедура ядерной оценки плотности аналогична ядерному сглаживанию, рассмотренному выше, но отличается в деталях.

Рассмотрим конкретный пример применения функции `density()` с аргументами x , `bw`, `kernel`, `n`.

Выборка значений x – это данность, независимая от процедуры сглаживания. Однако расчеты ядерной плотности не обязательно выполнять по всей выборке; используя процедуры ресамплинга, можно лучше изучить статистические свойства выборки (Мастицкий, Шитиков, 2014).

При выборе функции ядра обычно рекомендуют гауссиану. Форма распределения Гаусса зависит от величины стандартного отклонения, S .

Задавая ширину окна `bw` (bandwidth, пропускную полосу), ориентируются как раз на

величину стандартного отклонения, рассчитанного для исходного ряда x . Обычно рекомендуют `'nrd0'`. Эта эмпирическая величина составляет примерно 40 % от S и зависит от характеристик ряда x (подробнее см. `?bw.nrd0`). Ширину ядра можно задавать и числом. Как и в других методах сглаживания, ширина окна определяет степень сглаживания; при очень узком окне сглаженная кривая скопирует гистограмму, при очень широком – новое распределение станет равномерным.

Аргумент n – это количество равноотстоящих точек, для которых необходимо оценить плотность. По умолчанию $n = 512$. В примере (см. рис. 24) именно поэтому вокруг каждого значения и построена гладкая кривая плотности, что использовалось большое число значений для расчета плотности нормального распределения.

Рассмотрим расчет функцией `density()` пяти значений плотности ($n=5$) вокруг отдельного значения ($x=2$), с окном, равным единице ($bw=1$).

```
> str(density(x=2,bw=1,kernel="gaussian",n=5))
List of 7
 $ x : num [1:5] -1 0.5 2 3.5 5
 $ y : num [1:5] 0.00447 0.12983 0.39887 0.12983 0.00447
 $ bw : num 1
 $ n : int 1
 $ call : language density.default(x = 2, bw = 1, n = 5)
 $ data.name: chr "2"
 $ has.na : logi FALSE
 - attr(*, "class")= chr "density"
> dnorm(x=c(-1,0.5,2,3.5,5),mean=2, sd=1)
[1] 0.004431848 0.129517596 0.398942280 0.129517596 0.004431848
```

Как можно видеть, используя заданные аргументы, функция `density()`, во-первых, создает окно размером от $x \pm 3 * bw$ – от -1 до 5 . Во-вторых назначает пять ($n=5$) равноотстоящие значения x для расчета относительных частот: $x = -1, 0.5, 2, 3.5, 5$. В-третьих, рассчитывает значения плотности нормального распределения $y = 0.00447, 0.12983, 0.39887, 0.12983, 0.00447$. Эти значения практически совпадают с расчетами по функции `dnorm()` для тех же пяти значений x , средней $mean=2$ и стандартным отклонением $sd=1$.

На этом примере отчетливо видно различие между терминами «ядерная функция» и «ядро». Первое — это метод расчета относительных частот распределения ("gaussian"). Второе — это конкретные значения рассчитанных относительных частот ($0.00447, 0.12983, 0.39887, 0.12983, 0.00447$), привязанных к определенным позициям на шкале x ($-1, 0.5, 2, 3.5, 5$).

Полная процедура оценки ядерной плотности для выборки значений x выглядит следующим образом. Окно движется вдоль ряда x , принимая очередное выборочное значение x_i за центр нового распределения. Затем рассчитывает диапазон значений x ($x \pm 3 * bw$) для расчета новых частот, задает для этого интервала серию равномерно отстоящих значений x и рассчитывает для них

теоретические значения нормальной плотности. Далее сохраняет результаты и выполняет аналогичные расчеты для следующего значения x_{i+1} . После расчета всех оценок плотности для всех значений x выполняется их объединение относительных частот в общее распределение y .

Чем шире окно, тем шире будут ядра, тем более гладкой будет результирующая кривая распределения, чем уже окно, тем ближе будет график плотности к исходной гистограмме (рис. 25).

Обсуждение

Выбор метода сглаживания в конце концов определяется тем, с какой целью производится это сглаживание. Для интерполяции по точкам с неизвестными данными лучше подойдут регрессии, ядерные методы; для иллюстраций трендов – сплайны и полиномы и пр.

В любом случае потребуется провести кривую так, чтобы она в наименьшей степени зависела от случайных ошибок, т. е. избавлялась от «излишней» изменчивости и выявляла «основные» тренды. Если эти категории («лишний», «основной»), апеллирующие к интуиции, перевести на количественный язык, вопрос может прозвучать так: «Какую долю видимой изменчивости следует ликвидировать в процессе сглаживания?»

```
head(data<-read.csv("vip.csv" ))
head(vm<-data[data$S=="f",])
head(xy<-na.omit(vm[,10:11]))
N<-nrow(xy) ; n
x<-c(1,xy$P[r])
p<-hist(x,breaks=50,plot=FALSE)
plot(p$mids,p$density,type='h',lwd=5,col='grey',xlab='p, r')
lines(density(x,bw=3),lwd=1)
lines(density(x,bw='nrd0'),lty=2,lwd=2)
legend('topleft',legend=c(1,2,3),lty=c(1,1,2),lwd=c(5,1,2),col=c('grey',1,1))
```

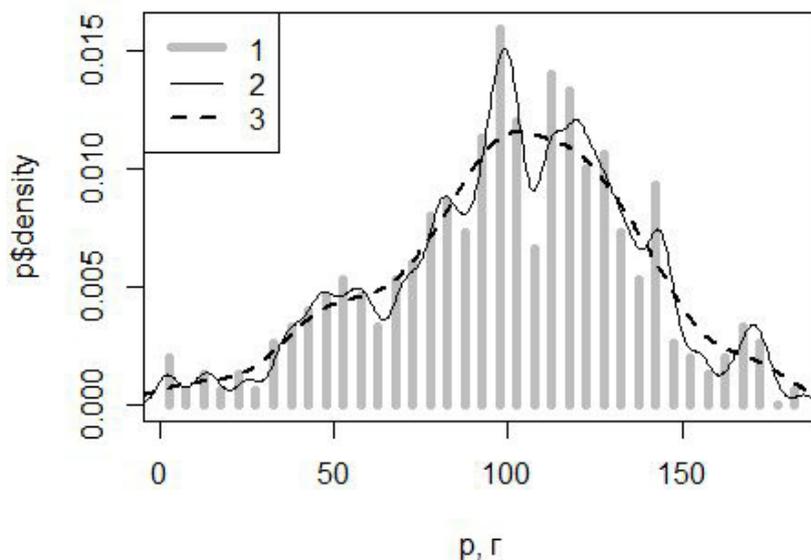


Рис. 25. Гистограмма (1) и ядерные оценки плотности распределения массы обыкновенной гадюки (p, r) с окнами шириной bw=3 (2) и 'nrd0' (3)

Fig. 25. Histogram (1) and nuclear estimates of the mass distribution density of the common viper (p, g) with windows of width bw=3 (2) and 'nrd0' (3)

или «Сколько точек достаточно в сглаженной линии для отображения тренда?» В зависимости от ответов следует назначать ширину окна. Если для эмпирических данных с рис. 26 хочется сохранить сглаженные значения низких температур в диапазоне 435–535, а изменчивость температуры в диапазоне 535–635 минут не важна, то ширина окна должно быть около 100. Если же перепад температур в диапазоне времени 535–635 важен для анализа, то ширина окна должна быть около 30. Путем перебора значений h можно выбрать окончательный вариант.

Вместе с тем можно использовать формальные алгоритмы поиска лучших решений, например рандомизацию и кросс-проверку (Мастицкий, Шитиков, 2014). Общий смысл такой проверки состоит в том, чтобы многократно на серии случайных выборок (извлеченных из исходных данных) определять параметры модели, а на другой серии рандомизированных выборок оценивать погрешность прогноза модели (\hat{y}) отно-

сительно реальных значений (y) по сумме квадрата отклонений: $SSE = \sum (y - \hat{y})^2 / n$. Чем меньше ошибка, тем лучше модель с принятыми параметрами описывает действительность.

При сглаживании по всему ряду исходных значений наименьшую ошибку будет иметь кривая, прошедшая через все точки, однако такой результат противоречит цели сглаживания. Если же сглаживание проводить многократно на небольших выборках, случайно отобранных значений из исходного ряда, то даже при одной и той же ширине окна сглаженные ряды будут различаться по точности воспроизведения исходных данных. Перебирая размеры окна, можно найти оптимальный вариант. Лучшим параметром сглаживания (h) можно считать такой, при котором средние погрешности прогноза будут минимальны.

В примере подбирали лучшую ширину окна для ядерного сглаживания температуры тела гадюки в дневные часы. Объемы

случайных выборок (nn) составили от $1/3$ до $1/7$ от исходного ряда (n). Перебрали 295 значений ширины окна ($nstep=295$) от 5 до 300 отсчетов. Для оценки средней ошибки

(SSE) каждого варианта ширины окна (h) по 100 раз брали случайные выборки, рассчитывали ошибки (sr) и усредняли.

```
head(ve<-read.csv("tve202280_5_10_46.csv"))
id<-c(435:867) ; xx<-round(ve[id,3],2) ; n<-length(id)
num
nstep=295 ; SSE300) ; sr<-1:100
#-----
for (i in 1:nstep){ for (r in 1:100){
j<-sort(sample(num,nn)) ; x<-xx[j]
y<-ksmooth(j,x,ban=h[i])$y ; m<-sum(complete.cases(y))
sr[r]<-sum(((x-y)^2)/m,na.rm=TRUE)
}
SSE[i]<-mean(sr)
}
#-----
SE<-filter(SSE,rep(0.2,5)) ; fh<-which(SE==min(SE,na.rm=TRUE))
plot(SE,type='l',xlab='h') ; fh
#-----
y<-ksmooth(num,xx,ban=fh)$y
plot(num,xx,col='grey',cex=.7,xaxt='n',ylab='tv') ; lines(num,y,lwd=2)
ind<-seq(1,n,20) ; axis(1,at=num[ind],id[ind])
```

В примере по мере роста ширины окна средние ошибки (SE) вначале падали, затем снова стали возрастать (рис. 26, А). Окончательной выбирали ту ширину окна, при которой ошибка была минимальной.

Оказалось, что в этой методике окончательный результат будет зависеть от выбранной величины выборок для оценки ошибки сглаживания. Однако число возможных прогонов резко сокращается: обучающие выборки объемом $n/3$ – $n/9$ дают всего 7 вариантов ответов, из которых остается выбрать лучший. Конечно, можно было составить скрипт поиска минимальной SEE с помощью процедур минимизации (например, `optim()`). Для упрощения объяснений мы выбрали перебор.

Заключение или выводы

Чтение специальной литературы показывает, что в самых разных областях науки разработаны и используются аналогичные методы количественного преобразования данных, когда короткий ряд чисел, скользя вдоль длинного ряда чисел, преобразует его в третий ряд чисел. В зависимости от времени разработки и области исследований авторы используют разные, но синонимичные термины, а идеология скользящего окна

остается одинаковой. В то же время методы преобразования (свертки) ряда x в ряд y постоянно развиваются и меняются в зависимости от объектов исследования.

Все рассмотренные выше методы (и их разнообразные варианты) – подстановка, скользящая медиана, скользящая средняя, фильтры, локальная регрессия, сплайны, ядерная регрессия, оценка ядерной плотности – используют принцип скользящего окна и свертки. Даже такие методы анализа временных рядов, как автокорреляция, кригинг, разложение Фурье, спектральный анализ, компонентный анализ, многомерное шкалирование, можно рассматривать как вариант применения скользящего окна с переменной шириной.

Отдельную область составляет теория и практика применения метода скользящего окна на двумерных и многомерных пространствах. Картография, обработка изображений, многомерная классификация данных, многомерная ядерная регрессия, вейвлет-анализ, сверточные нейронные сети – вот некоторые направления развития рассматриваемой идеологии, которую можно успешно применять в экологических исследованиях.

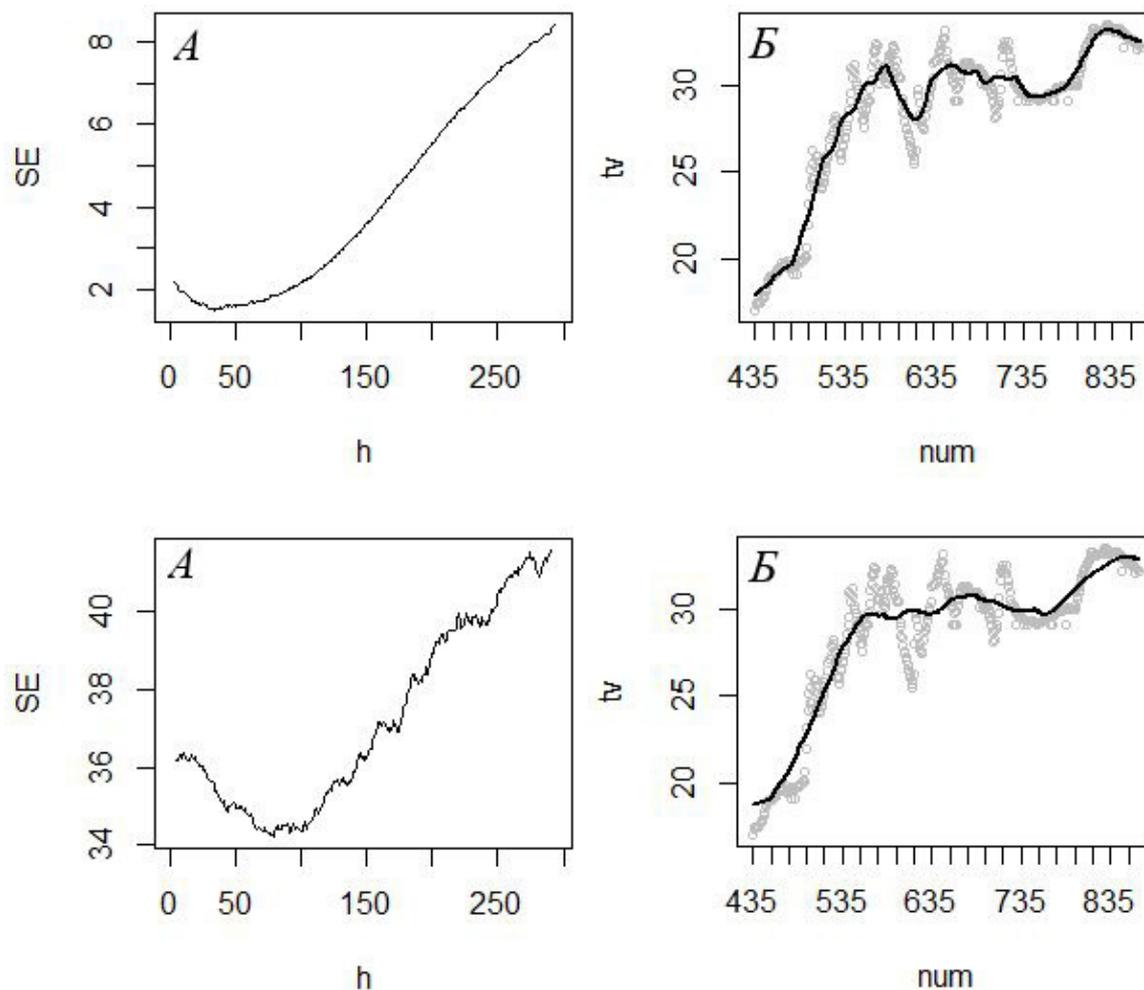


Рис. 26. Изменение величины средней погрешности (SE) сглаженного ряда температуры тела гадюки (tv) для разных значений ширины окна (h) (A) и результат ядерного сглаживания динамики дневной температуры тела (Б) для разных объемов тренировочного ряда x: вверху – для $n/3$ получили $h = 32$, внизу – для $n/7$ получили $h = 79$

Fig. 26. The change in the mean error (SE) of the smoothed viper body temperature series (tv) for different values of window width (h) (A) and the result of nuclear smoothing of the dynamics of daytime body temperature (Б) for different volumes of the training series x: at the top – for $n/3$ we got $h = 32$, at the bottom – for $n/7$, we got $h = 79$

Библиография

- Бельская Е. Н., Медведев А. В., Михов Е. Д., Тасейко О. В. Оценка экологической ситуации с применением методов непараметрического моделирования // Экология и промышленность России. 2017. Т. 21, №. 8. С. 54–58. DOI: 10.18412/1816-0395-2017-8-54-58.
- Босс В. Лекции по математике. Т. 5: Функциональный анализ. М.: КомКнига, 2005. 216 с. URL: <https://m.eruditor.one/file/1767438/> (дата обращения: 08.12.2024).
- Варламов М. С. Методика восстановления данных с пропусками // Молодежь и наука: Сборник материалов VIII Всероссийской научно-технической конференции студентов, аспирантов и молодых ученых, посвященной 155-летию со дня рождения К. Э. Циолковского. Красноярск: Сибирский федеральный ун-т, 2012. URL: <https://elib.sfu-kras.ru/handle/2311/7633> (дата обращения: 08.12.2024).
- Варламова Л. П., Турсунов Х. А. Применение метода скользящего окна для обработки изображений // Scientific Progress. 2023. Vol. 4, issue 1. P. 151–157. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/primenenie-metoda-skolzyaschego-okna-dlya-obrabotki-izobrazheniy> (дата обращения: 08.12.2024).
- Воронцов К. В. Лекции по алгоритмам восстановления регрессии. М.: ВЦ РАН, 2007. 37 с. URL: <http://www.ccas.ru/voron/download/Regression.pdf> (дата обращения: 08.12.2024).
- Воронцов К. В. Лекции по метрическим алгоритмам классификации. М.: ВЦ РАН, 2009. 16 с. URL: <http://www.ccas.ru/voron/download/MetricAlgs.pdf> (дата обращения: 08.12.2024).

- Гонсалес Р., Вудс Р., Эддинс С. Цифровая обработка изображений . М.: Техносфера, 2012. 1104 с. URL: <https://h.twirpx.one/file/489868/>; <https://studizba.com/show/1246138-1-gonsales-r-vuds-r-cifrovaya-obrabotka.html> (дата обращения: 12.11.2024).
- Гонсалес Р., Вудс Р., Эддинс С. Цифровая обработка изображений . М.: Техносфера, 2005. 1072 с. URL: <https://h.twirpx.one/file/489868/> (дата обращения: 12.11.2024).
- Давыдов А. В. Цифровая обработка сигналов: Тематические лекции . Екатеринбург: УГГУ, ИГиГ, ГИН, Фонд электронных документов, 2005. 185 с. URL: <https://uchebana5.ru/cont/1318336.html> (дата обращения: 08.12.2024).
- Дэвис Дж. С. Статистический анализ данных в геологии. М.: Недра, 1990. Кн.2. 427 с.
- Ефимов В. М., Галактионов Ю. К., Шушпанова Н. Ф. Анализ и прогноз временных рядов методом главных компонент . Новосибирск: Наука, 1988. 71 с. URL: <https://pca.narod.ru/EfimovPart2.pdf>; <https://pca.narod.ru/EfimovPart2.pdf> (дата обращения: 08.12.2024).
- Зайцев В. А., Максимова Д. А., Смирнов Ю. В., Белотелов Н. В. Использование участка обитания самцом кабарги (*Moschus moschiferus* L.) в центральном Сихотэ-Алине // Зоологический журнал. 2021. Т. 100, № 4. С. 462–480. DOI: 10.31857/S0044513421020264.
- Иванов Д. В., Карпов А. С., Кузьмин Е. П., Лемпицкий В. С., Хропов А. А. Алгоритмические основы растровой машинной графики . М.: Национальный Открытый Университет "ИНТУИТ", 2007. 256 с. URL: <https://intuit.ru/studies/courses/993/163/info> (дата обращения: 08.12.2024).
- Коросов А. В. Экологические приложения компонентного анализа . Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 1996. 152 с. URL: <https://korosov.narod.ru/083.pdf> (дата обращения: 08.12.2024).
- Коросов А. В. Практикум по моделированию в среде R для биологов и экологов . Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2024. 35 с. URL: <https://h.twirpx.one/file/4182061/> (дата обращения: 08.12.2024).
- Коросов А. В. Экология обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) на Севере (факты и модели) . Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 264 с.
- Коросов А. В., Ганюшина Н. Д. Методы оценки параметров терморегуляции рептилий (на примере обыкновенной гадюки, *Vipera berus* L.) // Принципы экологии. 2020. № 4. С. 88–103. DOI: 10.15393/j1.art.2020.11322.
- Кэмерон Э. К., Триведи П. К. Микроэконометрика. Методы и их применения . М.: Изд. дом «Дело» РАНХиГС, 2015. Кн. 1. 552 с.; Кн. 2. 664 с. URL: <https://bstudy.net/1004356/ekonomika/predislovie#700> (дата обращения: 12.11.2024).
- Мастицкий С. Э., Шитиков В. К. Статистический анализ и визуализация данных с помощью R . М.: ДМК Пресс, 2014. 496 с. URL: http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiril/R/MS_2014/MS_2014.pdf (дата обращения: 12.02.2021).
- Норкин Д. Учебник по машинному обучению. 2.2. Метрические методы . 2024. URL: <https://education.yandex.ru/handbook/ml/article/metricheskiye-metody> (дата обращения: 08.12.2024).
- Отнес Р., Эноксон Л. Прикладной анализ временных рядов. Основные методы . М.: Мир, 1982. 428 с. URL: <https://dsp-book.narod.ru/oten/gl1.pdf> (дата обращения: 12.11.2024).
- Середкин И. В., Костыря А. В., Гудрич Д. М., Петруненко Ю. К. Использование пространства бурими медведями (*Ursus arctos*) на Сихотэ-Алине // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. 2019. 12 (4). С. 366–384. DOI: 10.17516/1997-1389-0308.
- Черненький В. М., Птицын Н. В. Метод непараметрической нечеткой классификации в распознавании образов // Вестник МГТУ им. Н. Э. Баумана. Приборостроение. 2005. № 3. С. 49–58. URL: <https://vestnikprib.bmstu.ru/catalog/it/hidden/368.html> (дата обращения: 12.02.2023).
- Шитиков В. К., Мастицкий С. Э. Классификация, регрессия и другие алгоритмы Data Mining с использованием R . 2017. 351 с. URL: <https://www.twirpx.org/file/2203014/>, <https://ranalytics.github.io/data-mining/>, <https://github.com/ranalytics/data-mining> (дата обращения: 12.02.2023).
- Яне Б. Цифровая обработка изображений . М.: Техносфера, 2007. 584 с. URL: https://vk.com/wall-185879208_1399 (дата обращения: 12.11.2024).
- Яновский Л. П., Буховец А. Г. Введение в эконометрику . М.: КноРус, 2015. 256 с. URL: <https://intuit.ru/studies/courses/20842/787/info> (дата обращения: 08.12.2024).
- Buuren v. S, Groothuis-Oudshoorn K. Multivariate Imputation by Chained Equations in R // Journal of Statistical Software. 2011. Vol. 45, issue 3. 67 p. DOI: 10.18637/jss.v045.i03. URL: <https://www.jstatsoft.org/article/view/v045i03> (дата обращения: 12.11.2024).
- Chambers J. M., Cleveland W. S., Kleiner B., Tukey P. A. Graphical Methods for Data Analysis. Boca Raton; London; New York, 2018. 410 p. URL: <https://www.taylorfrancis.com/books/mono/10.1201/9781351072304/graphical-methods-data-analysis-chambers> (дата обращения: 08.12.2024).
- Difference between LOESS and LOWESS // Cross Validated. URL: <https://stats.stackexchange.com/questions/161069/difference-between-loess-and-lowess> (дата обращения: 08.12.2024).
- Dinardo J. Nonparametric Density and Regression Estimation // The Journal of Economic Perspectives. 2001. Vol. 15, № 4. P. 11–29.
- Efimov V. M., Efimov K. V., Kovaleva V. Y. Principal component analysis and its generalizations for any type

- of sequence (PCA-Seq) // Vavilovskii Zhurnal Genetikii Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2019. Vol. 23 (8). P. 1032–1036. DOI: 10.18699/VJ19.584.
- Everitt B., Hothorn T. An Introduction to Applied Multivariate Analysis with R. Springer, 2011. 288 p. URL: <https://h.twirpx.one/file/569207/>; <https://www.webpages.uidaho.edu/~stevel/519/An%20Intro%20to%20Applied%20Multi%20Stat%20with%20R%20by%20Everitt%20et%20al.pdf> (дата обращения: 12.11.2024).
- Kernel Density Estimation (KDE) and Kernel Regression (KR) in R // Sandipanweb. 2023. URL: <https://sandipanweb.wordpress.com/2016/12/31/kernel-density-estimation-kde-and-kernel-regression-kr/> (дата обращения: 12.11.2024).
- Nonparametric Kernel Smoothing Methods for Mixed Data Types // R Documentation. URL: <http://127.0.0.1:30972/library/np/html/np-package.html> (дата обращения: 12.11.2024).
- The R Project for Statistical Computing. 2023. URL: <https://www.r-project.org/> (дата обращения: 26.07.2023).

THE MEANING AND APPLICABILITY OF KERNEL METHODS IN ENVIRONMENTAL RESEARCH

KOROSOV
Andrey Victorovich

DSc, Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Lenina st., 33,
korosov@psu.karelia.ru

Keywords:
sliding window
smoothing
filtering
kernel methods

Summary: The methods of primary quantitative processing of data series for the targeted identification of significant trends, including smoothing, filling in gaps, and detecting fluctuations in the level of values, are considered. The emphasis is placed on the ideological similarity of processing methods from different fields of knowledge — the use of sliding window technology, in which local processing of initial values and the formation of a number of values with new properties takes place. Such methods include filtering, approximation, kernel methods, etc., which help to get rid of excessive variability and identify stable relationships and dependencies. Examples of processing real data using special functions of the R language environment are given.

Published on: 07 January 2025

References

- Bel'skaya E. N. Medvedev A. V. Mihov E. D. Taseyko O. V. Assessment of the environmental situation using nonparametric modeling methods, *Ekologiya i promyshlennost' Rossii*. 2017. T. 21, No. 8. P. 54–58. DOI: 10.18412/1816-0395-2017-8-54-58.
- Boss V. Lectures on mathematics. Vol. 5: Functional analysis. M.: KomKniga, 2005. 216 p. URL: <https://m.eruditor.one/file/1767438/> (data obrascheniya: 08.12.2024).
- Buuren v. S, Groothuis-Oudshoorn K. Multivariate Imputation by Chained Equations in R, *Journal of Statistical Software*. 2011. Vol. 45, issue 3. 67 p. DOI: 10.18637/jss.v045.i03. URL: <https://www.jstatsoft.org/article/view/v045i03> (data obrascheniya: 12.11.2024).
- Chambers J. M., Cleveland W. S., Kleiner B., Tukey P. A. *Graphical Methods for Data Analysis*. Boca Raton; London; New York, 2018. 410 p. URL: <https://www.taylorfrancis.com/books/mono/10.1201/9781351072304/graphical-methods-data-analysis-chambers> (data obrascheniya: 08.12.2024).
- Chernen'kiy V. M. Pticyan N. V. The method of nonparametric fuzzy classification in pattern recognition, *Vestnik MGTU im. N. E. Baumana. Priborostroenie*. 2005. No. 3. P. 49–58. URL: <https://vestnikprib.bmstu.ru/catalog/it/hidden/368.html> (data obrascheniya: 12.02.2023).
- Davydov A. V. Digital signal processing: Thematic lectures. Ekaterinburg: UGGU, IGiG, GIN, Fond elektronnyh dokumentov, 2005. 185 p. URL: <https://uchebana5.ru/cont/1318336.html> (data obrascheniya: 08.12.2024).
- Devis Dzh. P. *Statisticheskiy analiz dannyh v geologii*. M.: Nedra, 1990. Kn.2. 427 p.
- Difference between LOESS and LOWESS, Cross Validated. URL: <https://stats.stackexchange.com/questions/161069/difference-between-loess-and-lowess> (data obrascheniya: 08.12.2024).
- Dinardo J. Nonparametric Density and Regression Estimation, *The Journal of Economic Perspectives*. 2001. Vol. 15, No. 4. P. 11–29.
- Efimov V. M. Galaktionov Yu. K. Shushpanova N. F. Analysis and prediction of time series by the principal component method. Novosibirsk: Nauka, 1988. 71 p. URL: <https://pca.narod.ru/EfimovPart2.pdf>; <https://pca.narod.ru/EfimovPart2.pdf> (data obrascheniya: 08.12.2024).
- Efimov V. M., Efimov K. V., Kovaleva V. Y. Principal component analysis and its generalizations for any type of sequence (PCA-Seq), *Vavilovskii Zhurnal Genetikii Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019. Vol. 23 (8). P. 1032–1036. DOI: 10.18699/VJ19.584.
- Everitt B., Hothorn T. *An Introduction to Applied Multivariate Analysis with R*. Springer, 2011. 288 p. URL: <https://h.twirpx.one/file/569207/>; <https://www.webpages.uidaho.edu/~stevel/519/An%20Intro%20to%20Applied%20Multi%20Stat%20with%20R%20by%20Everitt%20et%20al.pdf> (data obrascheniya: 12.11.2024).
- Gonsales R. Vuds R. Eddins S. *Digital Image Processing*. M.: Tehnosfera, 2012. 1104 p. URL: <https://h.twirpx.one/file/489868/>; <https://studizba.com/show/1246138-1-gonsales-r-vuds-r-cifrovaya-obrabotka.html> (data obrascheniya: 12.11.2024).
- Gonsales R. Vuds R. Eddins S. *Digital image processing*. M.: Tehnosfera, 2005. 1072 p. URL: <https://h.twirpx.one/file/489868/> (data obrascheniya: 12.11.2024).
- Ivanov D. V. Karpov A. S. Kuz'min E. P. Lempickiy V. S. Hropov A. A. Algorithmic foundations of raster

- machine graphics. M.: Nacional'nyy Otkrytyy Universitet «INTUIT», 2007. 256 p. URL: <https://intuit.ru/studies/courses/993/163/info> (data obrascheniya: 08.12.2024).
- Kameron E. K. Trivedi P. K. Microeconometrics. Methods and their applications. M.: Izd. dom «Delo» RANHiGS, 2015. Kn. 1. 552 p.; Kn. 2. 664 p. URL: <https://bstudy.net/1004356/ekonomika/predislovie#700> (data obrascheniya: 12.11.2024).
- Kernel Density Estimation (KDE) and Kernel Regression (KR) in R, Sandipanweb. 2023. URL: <https://sandipanweb.wordpress.com/2016/12/31/kernel-denisty-estimation-kde-and-kernel-regression-kr/> (data obrascheniya: 12.11.2024).
- Korosov A. V. Ganyushina N. D. Methods for estimating the parameters of thermoregulation of reptiles (on the example of the common viper, *Vipera berus* L.), Principy ekologii. 2020. No. 4. P. 88–103. DOI: 10.15393/j1.art.2020.11322.
- Korosov A. V. Ecological applications of component analysis. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 1996. 152 p. URL: <https://korosov.narod.ru/083.pdf> (data obrascheniya: 08.12.2024).
- Korosov A. V. Ecology of the common viper (*Vipera berus* L.) in the North (facts and models). Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2010. 264 p.
- Korosov A. V. Workshop on modeling in the R environment for biologists and ecologists. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2024. 35 p. URL: <https://h.twirpx.one/file/4182061/> (data obrascheniya: 08.12.2024).
- Mastickiy S. E. Shitikov V. K. Statistical analysis and visualization of data using R. M.: DMK Press, 2014. 496 p. URL: http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiril/R/MS_2014/MS_2014.pdf (data obrascheniya: 12.02.2021).
- Nonparametric Kernel Smoothing Methods for Mixed Data Types, R Documentation. URL: <http://127.0.0.1:30972/library/np/html/np-package.html> (data obrascheniya: 12.11.2024).
- Norkin D. Textbook on machine learning. 2024. URL: <https://education.yandex.ru/handbook/ml/article/metricheskiye-metody> (data obrascheniya: 08.12.2024).
- Otnes R. Enokson L. Applied time series analysis. M.: Mir, 1982. 428 p. URL: <https://dsp-book.narod.ru/oten/gl1.pdf> (data obrascheniya: 12.11.2024).
- Seredkin I. V. Kostyrya A. V. Gudrich D. M. Petrunenko Yu. K. The use of space by brown bears (*Ursus arctos*) on Sikhote-Alin, Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Seriya: Biologiya. 2019. 12 (4). P. 366–384. DOI: 10.17516/1997-1389-0308.
- Shitikov V. K. Mastickiy S. E. Classification, regression and other Data Mining algorithms using R. 2017. 351 p. URL: <https://www.twirpx.org/file/2203014/>, <https://ranalytics.github.io/data-mining/>, <https://github.com/ranalytics/data-mining> (data obrascheniya: 12.02.2023).
- The R Project for Statistical Computing. 2023. URL: <https://www.r-project.org/> (data obrascheniya: 26.07.2023).
- Varlamov M. S. Methods of data recovery with omissions, Molodezh' i nauka: Sbornik materialov VIII Vserossiyskoy nauchno-tehnicheskoy konferencii studentov, aspirantov i molodyh uchenyh, posvyaschennoy 155-letiyu so dnya rozhdeniya K. E. Ciolkovskogo. Krasnoyarsk: Sibirskiy federal'nyy un-t, 2012. URL: <https://elib.sfu-kras.ru/handle/2311/7633> (data obrascheniya: 08.12.2024).
- Varlamova L. P. Tursunov H. A. Application of the sliding window method for image processing, Scientific Progress. 2023. Vol. 4, issue 1. P. 151–157. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/primenenie-metoda-skolzyaschego-okna-dlya-obrabotki-izobrazheniy> (data obrascheniya: 08.12.2024).
- Voroncov K. V. Lectures on metric classification algorithm. M.: VC RAN, 2009. 16 p. URL: <http://www.ccas.ru/voron/download/MetricAlgs.pdf> (data obrascheniya: 08.12.2024).
- Voroncov K. V. Lectures on regression recovery algorithms. M.: VC RAN, 2007. 37 p. URL: <http://www.ccas.ru/voron/download/Regression.pdf> (data obrascheniya: 08.12.2024).
- Yane B. Digital image processing. M.: Tehnosfera, 2007. 584 p. URL: https://vk.com/wall-185879208_1399 (data obrascheniya: 12.11.2024).
- Yanovskiy L. P. Buhovec A. G. Introduction to econometrics. M.: KnoRus, 2015. 256 p. URL: <https://intuit.ru/studies/courses/20842/787/info> (data obrascheniya: 08.12.2024).
- Zaycev V. A. Maksimova D. A. Smirnov Yu. V. Belotelov N. V. Use of the habitat by the male musk deer (*Moschus moschiferus* L.) in the central Sikhote-alin, Zoologicheskij zhurnal. 2021. T. 100, No. 4. P. 462–480. DOI: 10.31857/S0044513421020264.



УДК УДК 504.75

ВЫПОЛНЯЕТСЯ ЛИ ПРИНЦИП ЭМЕРДЖЕНТНОСТИ В ЭКОЛОГИИ?

ЕСЬКОВ
Валерий Матвеевич

доктор биологических наук, доктор физико-математических наук, НИЦ «Курчатowski институт», Сургут, ул. Энергетиков, 4, filatovmik@yandex.ru

ГАЗЯ
Геннадий Владимирович

кандидат биологических наук, ФГБОУ ВО «Югорский государственный университет», Нефтеюганск, ул. Строителей, 25, 86wsr@rambler.ru

ФИЛАТОВА
Ольга Евгеньевна

доктор биологических наук, НИЦ «Курчатowski институт», Сургут, ул. Энергетиков, 4, filatovmik@yandex.ru

Ключевые слова:

система
эмерджентность
хаос
эффект Еськова – Зинченко

Аннотация: В настоящей статье раскрыта суть проблемы эмерджентности в экологии, которая связана прежде всего с тем, как экосистемы, состоящие из множества взаимодействующих компонентов, демонстрируют свойства, которые не могут быть предсказаны или поняты только на основе свойств отдельных компонентов. Динамику поведения таких сложных систем невозможно полностью объяснить, изучая каждое их свойство в отдельности. В публикации отмечены примеры реальной эмерджентности в экологии, принимая во внимание принципы организации эмерджентности разума. Авторы призывают к обсуждению вопроса значимости общей теории систем для экологов и экологической науки. В статье экосистемы представлены в качестве систем третьего типа, являющихся реальными Complexity, исследование которых необходимо осуществлять в соответствии с принципами общей теории систем, системного анализа и системного синтеза. В статье Г. С. Розенберга «Комментарий переводчика статьи Уоррена Уивера» поднимается фундаментальный вопрос для экологии: используются ли эмерджентность и системные принципы в экологии? Общеизвестно, что экология сейчас разделилась на множество разделов (наук). Эти науки (системная экология, экология животных, экология человека, промышленная экология и т. д.) изучают разные экосистемы, но зачастую без системного принципа. Г. С. Розенберг затрагивает возможность и поднимает проблему системного подхода во всех разделах экологии с позиции эффекта Еськова – Зинченко. Этот эффект подвел всю экологию к решению задачи системного синтеза, который сейчас отсутствует во всех науках о живых системах. Решение задачи системного синтеза невозможно в рамках современной науки именно из-за эффекта Еськова – Зинченко.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 05 ноября 2024 года

Подписана к печати: 26 декабря 2024 года

Введение

Свое изложение проблемы в статье «Комментарий переводчика статьи Уоррена Уивера» (Розенберг, 2019) Г. С. Розенберг начинает с цитаты Р. Маргалефа. Последний пишет: «Остается открытым вопрос, действительно ли общая теория систем так же, как и кибернетика, обеспечила новое понимание или же просто привлекла внимание к очевидно-му» (Margalef, 1958).

Цель сообщения заключается в обосновании невозможности применения принципа эмерджентности в экологии с использованием традиционных методов анализа, таких как теория динамических систем (ТДС) и стохастика. Статья направлена на выявление причин кризиса в общей теории систем и предложение пути его преодоления через развитие новых методов анализа, учитывающих уникальность и самоорганизацию биосистем.

Сразу отметим, что за последние 50 лет развитие общей теории систем, как и интерес к ней, существенно уменьшаются. Общество Л. фон Берталанфи (Вена, Австрия) переживает глубокий кризис (нет новых идей и наук). В нашей работе мы даем объяснение такой ситуации и представляем выход из кризиса.

Если кратко, то нет признания работы W. Weaver (Weaver, 1948), в которой этот гениальный ученый дал общую классификацию всех систем природы. Работу W. Weaver игнорировали более 50 лет, что вполне объяснимо. Выделяя все биосистемы в третий тип систем (системы третьего типа – СТТ), автор не дал доказательств их реальности.

До начала XXI в. (до доказательства реальности эффекта Еськова – Зинченко – ЭЭЗ) в науке отсутствовали особые свойства биосистем – СТТ. Отсутствовала необходимость создавать новую (третью) науку для описания всех СТТ. Отсутствовали доказательства особых свойств биосистем (Еськов, 2016; Еськов и др., 2020, 2021).

Доказательство реальности ЭЭЗ определило свойство СТТ: все биосистемы уникальны. Их нельзя изучать не только по фазовым траекториям в фазовом пространстве состояний, но и в рамках всей стохастики (Заславский и др., 2020; Пятин и др., 2021; Зимин и др., 2022; Кухарева и др., 2023). Отметим, что ТДС и стохастика лежат в основе системного анализа. Но именно системный анализ лежит в основе всех бионаук, включая экологию.

В статье приняты следующие сокращения терминов:

- СТТ – системы третьего типа;
- ТДС – теория динамических систем;
- ЭЭЗ – эффект Еськова – Зинченко.

В чем суть проблемы эмерджентности?

Сама проблема экологии Г. С. Розенбергом представлена четко и кратко фразой Ю. Одума: «Принцип несводимости свойств целого к сумме свойств его частей должен служить первой рабочей заповедью экологов». Сразу отметим, что многие экологи даже не понимают, о чем идет речь.

В первую очередь это касается всех биологов (зоологов, ботаников и т. д.), которые в силу исходной своей подготовки не могут стоять на принципах общей теории систем. Эти специалисты способны работать с одним экземпляром (одного вида) растений или животных и делать выдающиеся открытия, что невозможно в экологии.

Мы не ставим им в укор незнание основ системного анализа, системного синтеза, общей теории систем. Однако хотя бы элементарные азы системной экологии эти экологи (бывшие биологи) должны знать. Об этом говорит и Г. С. Розенберг: «...язык, например, дифференциальных уравнений, с помощью которого в основном и создаются многочисленные математические модели экосистем. Этот язык для экологов чужой».

Сразу оговоримся, что мы стоим на стороне I. R. Prigogine, который полностью отрицает возможности применения ТДС и всех детерминистских моделей в описании всех живых систем. Это реальность (Prigogine, 1996), но она еще не оценена биологами и экологами.

Любая модель в рамках ТДС не имеет аналогов в живой природе. Живые системы невозможно прогнозировать в рамках ТДС и стохастики (Хадарцева и др., 2022). Именно об этом пытался сказать I. R. Prigogine (Prigogine, 1996).

Отметим, что в общей теории систем, системном анализе и системном синтезе очень сложное понятие (и значимость) имеют принципы организации и управления. Эти принципы полностью определяют динамику поведения любой системы. Мы, как и W. Weaver, сейчас говорим о трех типах систем: детерминистских, стохастических и самоорганизованных. Последние и являются СТТ или биосистемами и их невозможно описывать в рамках ТДС и стохастики (Галкин и др., 2022; Eskov, 2021).

Напомним, что для детерминистских систем имеется задача О. Л. Коши, когда начальные состояния $x(t_0)$ вектора состояния системы и уравнения (дифференциальные, разностные, интегральные и т. д.) полностью определяют конечное состояние вектора состояния системы в виде $x(tt)$. Это догма всего детерминизма, и W. Weaver такие системы обозначал как *Simplicity* (простые) (Weaver, 1948). Эти системы описываются в ТДС.

Для систем первого типа – *Simplicity* все точно определено и любой процесс может быть повторен точно (много раз). Для биосистем СТТ это в принципе невозможно. Любая биосистема непрерывно изменяет свои свойства и состояния. Ее (СТТ) вектор в фазовом пространстве состояний хаотически движется, он не описывается даже стохастически. Поэтому I. R. Prigogine (прекрасно понимая это) и написал книгу «*The End of Certainty*» (Prigogine, 1996). В ней он окончательно поставил точку над любой возможностью описания СТТ в рамках ТДС. При этом он очень надеялся на стохастические модели и теорию динамического хаоса (ТДС).

Нобелевский лауреат заблуждался. Ни ТДС, ни стохастика не могут описывать любые биосистемы. Любая модель биосистемы является продуктом истории, она не имеет возможности дать прогноз для будущего состояния биосистемы (СТТ) (Ponge, 2005; Schluter, 2019).

В этом смысле любая модель СТТ в виде дифференциальных уравнений, разностных уравнений, интегральных уравнений и т. д. является некоторой игрушкой (игра разума), и не более. Проблема экологии, как и всей современной науки, заключается в полном непризнании идей W. Weaver. В непонимании реальности существования систем трех типов (по W. Weaver) и особенно СТТ.

Эти системы различным образом организованы, разным образом развиваются и разным образом управляются. Представляя понятие системы («Система, и экологическая система в том числе, понимается как совокупность взаимосвязанных элементов, образующих определенную целостность, единство. Она характеризуется также непрерывным единством с окружающей средой, во взаимодействии с которой система и проявляет свою целостность» (Розенберг, 2019). Г. С. Розенберг делает упор на принципах организации системы (взаимосвязь элементов, образующих определенную целостность, единство). Это очень важный подход для общей теории систем в экологии.

Однако все это относится и к системам первого типа (*Simplicity*), и к системам второго типа, т. е. к стохастическим системам, по W. Weaver (Weaver, 1948), и к СТТ. В экологии мы работаем только с биосистемами (экосистемами), в крайнем случае с отдельным видом. Их описывать как системы первого типа или системы второго типа невозможно (Еськов и др., 2021; Кухарева и др., 2023) из-за ЭЭЗ (любая выборка уникальна).

В целом это свойство системы не имеет фундаментального значения для экологии и биомедицины. В этих науках все знают, что отдельная клетка не может определять состояние всего организма (как и системы), так же как в экологии отдельный экземпляр вида не определяет поведение всего вида.

Далее, Г. С. Розенберг подходит к главному. Он подчеркивает, что структура и поведение (системы) «являются фундаментальными понятиями», как пространство и время в физике. С этим мы согласимся полностью. При этом автор (Розенберг, 2019) подошел к главному: понятию *Complexity* (т. е. «Сложности» биосистем, подразумевающей их уникальность, самоорганизацию, непрогнозируемость и отсутствие устойчивого среднего значения параметров)!

Реальная эмерджентность в экологии

Цитирование классификации «пяти принципов усложняющегося поведения систем» (по Б. С. Флейшману (Margalef, 1958)) не является совсем удачной, на наш взгляд. Объясним, почему это так. В ряде своих публикаций В. М. Еськов дает четкое определение науки и научности знаний. Знания научны, если они изучают повторяющиеся или воспроизводимые процессы, имеется формальный аппарат (математика и модели процесса), есть прогноз и ревизионизм (т. е. есть возможность отрицать предыдущую науку).

Без формализации знаний (моделей) нет науки (будет просто набор фактов). Проблеме простоты W. Weaver имеет в моделях ТДС, где $x(t)$ описывается и прогнозируется. Простота системы первого типа – это жесткость связей. К системам первого типа относятся все иерархические системы с жесткими связями, включая и социум (традиционалистское общество). Феодальное (рабовладельческое) общество – это тоже система первого типа.

В системе первого типа могут быть и интеллектуальные элементы (гении при царе, ...), но не они определяют динамику поведения такого иерархического общества. Такое

общество крайне устойчиво из-за насилия внутри него, как в любой машине. Автомобиль, самолет и т. д. должны четко работать без поломок, в них есть детерминистские связи, даже если ими управляет человек. Любая механическая машина – это система первого типа.

Однако система «человек – машина» – это уже система третьего типа, т. к. появляется фактор неопределенности (Gell-Mann, 1997) (человек в любой момент изменяет режим машины). Любая популяция разумна. Ее стратегия – выживание. Это обеспечивается поведением вида (экосистемы), стратегией системы и даже генетикой (о чем говорил Г. С. Розенберг). Популяция – биогеоценоз – это уже СТТ.

Подчеркнем еще раз: классификация систем должна быть на основе реальных возможностей их моделирования и прогнозируемости (Grigorenko et al., 2019). Если мы прогнозируем попадание в точку $x(tt)$ для СТТ (в рамках ТДС), то это только Simplicity. Для их описания есть ТДС.

Если мы прогнозируем попадание в выборку $x(tt)$, то это уже система второго типа и это уже стохастика. Для социума это существующее сейчас технологическое общество. Здесь уже многие понимают, что будущее их социума непрогнозируемое. Однако желательно попасть в рамки стохастического прогноза.

Подчеркнем, что системы второго типа невозможны в экологии. Они возможны в рамках искусственных биосистем (аквариум, птицеферма и т. д.). Здесь человек задает управляющие воздействия и надеется на стохастический результат? Важно, что человек много раз это повторяет, но стихия (среда) может все резко изменить.

Фактически управляемые экосистемы – это стохастические системы. Они как-то прогнозируются, и об этом говорил W. Weaver. Но ими должен управлять человек, а это уже СТТ.

Г. С. Розенберг далее вводит значимость окружающей среды, которая, как мы доказали в рамках теории хаоса-самоорганизации, является сугубо хаотической системой. Сейчас очевидно, что параметрами атмосферы (температура, влажность, давление и т. д.) никто не управляет, но это тоже СТТ.

По факту среда обитания биоценоза – это неуправляемая система, но она самоорганизована, это СТТ, и она является «сложной системой». В этой связи определение у Г. С. Розенберга «сложности» отличается от по-

нимания сложности у W. Weaver, и оно не связано с моделями, организацией и управлением.

Введение подсистемы, реализующей систему, определяет степень сложности. В иерархическом обществе есть решающая система (фараон), но традиционалистское общество – это система первого типа (машина с жестким управлением). Третья парадигма создавалась именно для СТТ, и это не обязательно (точечно) живые системы. Сама Земля – это СТТ, т. к. Ж. Л. Кювье предлагал теорию повторов цивилизаций (цивилизации гибнут и создаются заново много раз).

Мы верим (имеются артефакты), что было много циклов развития человека. И это развитие не всегда протекало в рамках разума. Но всегда работали законы экологии (стратегия на выживание и эволюцию). СТТ – это мощные системы не только (и не сколько) из-за наличия разума.

Эмерджентность разума

Важны принципы организации этого разума, а они базируются на детерминизме (ТДС, машины, иерархическое общество), на стохастике, где поведение граница (за три сигмы) неважно, важна медиана, и на особых самоорганизующихся принципах. При этом очень важны механизмы управления в этих системах: жесткие (детерминистские), стохастические (системы второго типа) и самоорганизующиеся.

Для СТТ имеет место хаос, но это самоорганизующийся хаос. Мозг отличается от термодинамической системы Д. У. Гибса тем, что у него (мозга) нет устойчивого среднего. Все параметры нейросетей мозга непрерывно и хаотично изменяются. Мы это доказали в виде эффекта Еськова – Зинченко для нейросетей мозга (и т. д.) (Еськов и др., 2021; Кухарева и др., 2023).

Любой вид, экосистема находятся в хаосе внешней среды. Она может обеспечить благоприятное развитие (человечество живет так последние 5–10 тысяч лет) или внезапно создать хаос, и эволюция начнется заново (Ж. Л. Кювье). Это надо понимать: наша наука – хаос на дальнем интервале времени. Вспомним, сколько видов, экосистем, биогеоценозов исчезло только за последний миллион лет.

Надо четко понимать, что любая экосистема – это система третьего типа, т. к. ее будущее невозможно прогнозировать. Это и есть главное свойство СТТ – нет прогноза будущего, любая выборка параметра СТТ

уникальна, ТДС не работает. Прогноз экосистемы возможен из-за управления разумом (человеком).

Завершая эти представления (реальности в экологии), хочется поддержать Г. С. Розенберга: необходим «перевод эколого-системологических распределений на рельсы «конструктивной эпистемологии»» (Розенберг, 2019). Но этот переход возможен на базе конкретных моделей (модели ТДС и стохастики не работают в экологии). Все это тоже требует участия разума, т. е. управления со стороны человека и человечества. Именно об этом говорил В. И. Вернадский: «Как мы увидим, геологически мы переживаем сейчас выделение в биосфере царства разума, меняющего коренным образом и ее облик, и ее строение, – Ноосферу» (Галимов, 2013).

Заключение

Остается открытым вопрос о том, что означает общая теория систем для экологов и экологической науки. При этом всем понятно, что экология – это системная наука, она изучает только системы (экосистемы). В этой

связи знание основ общей теории систем крайне необходимо для любого эколога. Тем более эколог должен знать и владеть методами системной экологии (на базе ТДС и стохастики).

В 1948 г. W. Weaver представил общую классификацию всех систем природы, в которой все биосистемы (включая и экосистемы) он выделил в системы третьего типа – СТТ. Эти СТТ он обозначил как реальные «Сложности» (Weaver, 1948), но никаких особых свойств СТТ не представил. Понятие «Сложности» обсуждается и сейчас, и Г. С. Розенберг дает собственное понимание проблемы данной теории.

Существенно, что реальные «Сложности» до настоящего времени так и не рассматриваются в плане особой науки и необходимости изучать их особые свойства. После доказательства ЭЭЗ стало понятно, что законы и модели СТТ другие, это касается и изучения экосистем. Экология не может базироваться на ТДС и стохастике, нужна новая наука, и именно об этом говорил W. Weaver еще в 1948 г.

Библиография

- Галимов Э. М. Научная мысль как планетное явление // Вернадский В. И. Собрание сочинений: В 24 т. / Науч. ред. и сост. академик Э. М. Галимов; Ин-т геохимии и аналитической химии им. В. И. Вернадского; Комиссия РАН по разработке научного наследия академика В. И. Вернадского. М.: Наука, 2013. Т. 10. 475 с.
- Галкин В. А., Филатов М. А., Музиева М. И., Самойленко И. С. Базовые аксиомы биокбернетики и их инварианты // Сложность. Разум. Постнеклассика. 2022. № 2. С. 65–79. DOI: 10.12737/2306-174X-2022-67-79
- Еськов В. В. Математическое моделирование гомеостаза и эволюции complexity: Монография. Тула: Изд-во ТулГУ, 2016. 307 с.
- Еськов В. В., Ивахно Н. В., Гриценко И. А., Мамина К. Е. Новое понятие системного синтеза в биомедицине и экологии человека // Вестник новых медицинских технологий. 2021. № 28 (4). С. 118–122. DOI: 10.24412/1609-2163-2021-4-118-122
- Еськов В. В., Пятин В. Ф., Шакирова Л. С., Мельникова Е. Г. Роль хаоса в регуляции физиологических функций организма. Самара: ООО «Порто-принт», 2020. 248 с.
- Заславский Б. Г., Филатов М. А., Еськов В. В., Манина Е. А. Проблема нестационарности в физике и биофизике // Успехи кибернетики. 2020. № 1 (2). С. 61–67. DOI: 10.51790/2712-9942-2020-1-2-7
- Зимин М. И., Пятин В. Ф., Филатов М. А., Шакирова Л. С. Что общего между «Fuzziness» L. A. Zadeh и «Complexity» W. Weaver в кибернетике? // Успехи кибернетики. 2022. № 3 (3). С. 102–112. DOI: 10.51790/2712-9942-2022-3-3-11
- Кухарева А. Ю., Еськов В. В., Газя Н. Ф. Гипотеза Эверетта и квантовая теория сознания // Успехи кибернетики. 2023. № 4 (1). С. 65–71. DOI: 10.51790/2712-9942-2023-4-1-09
- Пятин В. Ф., Еськов В. В. Может ли быть статичным гомеостаз? // Успехи кибернетики. 2021. № 2 (1). С. 41–49. DOI: 10.51790/2712-9942-2021-2-1-3
- Розенберг Г. С. Комментарий переводчика статьи Уоррена Уивера // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2019. № 28 (1). С. 178–184. DOI: 10.24411/2073-1035-2019-10199
- Хадарцева К. А., Филатова О. Е. Новое понимание стационарных режимов биологических систем // Успехи кибернетики. 2022. № 3 (3). С. 92–101. DOI: 10.51790/2712-9942-2022-3-3-10
- Eskov V. V. Modeling of biosystems from the standpoint of «complexity» by W. Weaver and «fuzziness» by L. A. Zadeh // Journal of Physics Conference Series. 2021. Vol. 1889 (5). P. 052020. DOI: 10.1088/1742-6596/1889/5/052020

- Gell-Mann M. Fundamental Sources of Unpredictability // *Complexity*. 1997. Vol. 3 (1). P. 13–19.
- Grigorenko V. V., Nazina N. B., Filatov M. A., Chempalova L. S., Tretyakov S. A. New information technologies in the estimation of the third type systems // *Journal of Physics: Conference Series*. 2021. Vol. 1889. P. 032003. DOI: 10.1088/1742-6596/1889/3/032003
- Kozlova V. V., Galkin V. A., Filatov M. A. Diagnostics of brain neural network states from the perspective of chaos // *Journal of Physics Conference Series*. 2021. Vol. 1889 (5). P. 052016. DOI: 10.1088/1742-6596/1889/5/052016
- Margalef R. Information theory in ecology // *General Systems*. 1958. Vol. 3. P. 36–71.
- Ponge J. F. Emergent properties from organisms to ecosystems: towards a realistic approach // *Biol Rev Camb Philos Soc*. 2005. Vol. 80 (3). P. 403–411. DOI: 10.1017/s146479310500672x
- Prigogine I. R. *The End of Certainty: Time, Chaos, and the New Laws of Nature*. Free Press, 1996.
- Schluter M., Haider L. J., Lade S. J., Lindkvist E., Martin R., Orach K., Wijermans N. and Folke C. Capturing emergent phenomena in social-ecological systems: an analytical framework // *Ecology and Society*. 2019. Vol. 24 (3). P. 11. DOI: 10.5751/ES-11012-240311
- Weaver. *Science and Complexity* // *American Scientist*. 1948. Vol. 36. P. 536–544.

IS THE PRINCIPLE OF EMERGENCE FULFILLED IN ECOLOGY ?

ESKOV
Valery Matveevich

*D.Sc., Kurchatov Institute NRC, 4 Energetikov St. Surgut Russia,
filatovmik@yandex.ru*

GAZYA
Gennady Vladimirovich

*Ph.D., Yugra State University, 15 Stroiteley St. Nefteyugansk Russia,
86wsr@rambler.ru*

FILATOVA
Olga Evgenevna

*D.Sc., Kurchatov Institute NRC, 4 Energetikov St. Surgut Russia,
filatovmik@yandex.ru*

Keywords:
system
emergence
chaos
Eskov – Zinchenko effect

Summary: This paper reveals the essence of the problem of emergence in ecology, which is primarily related to how ecosystems consisting of many interacting components exhibit properties that cannot be predicted or understood solely based on the properties of individual components. The dynamics of the behavior of such complex systems cannot be fully explained by studying each of their properties individually. The publication highlights examples of real emergence in ecology, taking into account the principles of organizing the emergence of the mind. The authors call for a discussion of the importance of the general theory of systems for ecologists and environmental science. In the article, ecosystems are presented as systems of the third type, which are real Complexity, the study of which must be carried out in accordance with the principles of general systems theory, system analysis and system synthesis. The article of GS Rosenberg « Comment by the translator on the article of Warren Weaver » raises a fundamental question for ecology: is emergence and systemic principles used in ecology? It is well known that ecology is now divided into many sections (sciences). These sciences (systemic ecology, animal ecology, human ecology, industrial ecology, etc.) study different ecosystems, but often without a systemic principle. G.S. Rosenberg touches upon the possibility and raises the problem of a systematic approach in all sections of ecology from the standpoint of the Eskov-Zinchenko effect. This effect brought the whole ecology to the solution of the problem of system synthesis, which is now absent in all sciences about living systems. Solving the problem of system synthesis is impossible within the framework of modern science precisely because of the Eskov-Zinchenko effect.

Received on: 05 November 2024

Published on: 26 December 2024

References

- Es'kov V. V. Ivahno N. V. Gricenko I. A. Mamina K. E. A new concept of systems synthesis in biomedicine and human ecology, *Vestnik novyh medicinskih tehnologiy*. 2021. No. 28 (4). P. 118–122. DOI: 10.24412/1609-2163-2021-4-118-122
- Es'kov V. V. Pyatin V. F. Shakirova L. S. Mel'nikova E. G. The role of chaos in the regulation of physiological functions of the body. Samara: OOO «Porto-print», 2020. 248 p.
- Es'kov V. V. Mathematical modeling of homeostasis and complexity evolution: A monograph. Tula: Izd-vo TulGU, 2016. 307 p.
- Eskov V. V. Modeling of biosystems from the standpoint of «complexity» by W. Weaver and «fuzziness» by L. A. Zadeh, *Journal of Physics Conference Series*. 2021. Vol. 1889 (5). P. 052020. DOI: 10.1088/1742-6596/1889/5/052020
- Galimov E. M. Scientific thought as a planetary phenomenon, *Vernadskiy V. I. Sbornik sochineniy: V 24 t., Nauch. red. i sost. akademik E. M. Galimov; In-t geokhimii i analiticheskoy himii im. V. I. Vernadskogo; Komissiya RAN po razrabotke nauchnogo naslediya akademika V. I. Vernadskogo*. M.: Nauka, 2013. T. 10. 475 c.
- Galkin V. A. Filatov M. A. Muzieva M. I. Samoylenko I. S. Basic axioms of biocybernetics and their invariants, *Slozhnost'. Razum. Postneklassika*. 2022. No. 2. P. 65–79. DOI: 10.12737/2306-174X-2022-67-79

- Gell-Mann M. Fundamental Sources of Unpredictability, Complexity. 1997. Vol. 3 (1). P. 13–19.
- Grigorenko V. V., Nazina N. B., Filatov M. A., Chempalova L. S., Tretyakov S. A. New information technologies in the estimation of the third type systems, Journal of Physics: Conference Series. 2021. Vol. 1889. P. 032003. DOI: 10.1088/1742-6596/1889/3/032003
- Hadarceva K. A. Filatova O. E. New understanding of stationary modes biological systems, Uspehi kibernetiki. 2022. No. 3 (3). P. 92–101. DOI: 10.51790/2712-9942-2022-3-3-10
- Kozlova V. V., Galkin V. A., Filatov M. A. Diagnostics of brain neural network states from the perspective of chaos, Journal of Physics Conference Series. 2021. Vol. 1889 (5). P. 052016. DOI: 10.1088/1742-6596/1889/5/052016
- Kuhareva A. Yu. Es'kov V. V. Gazya N. F. H. Everett hypothesis and quantum theory of consciousness, Uspehi kibernetiki. 2023. No. 4 (1). P. 65–71. DOI: 10.51790/2712-9942-2023-4-1-09
- Margalef R. Information theory in ecology, General Systems. 1958. Vol. 3. P. 36–71.
- Ponge J. F. Emergent properties from organisms to ecosystems: towards a realistic approach, Biol Rev Camb Philos Soc. 2005. Vol. 80 (3). P. 403–411. DOI: 10.1017/s146479310500672x
- Prigogine I. R. The End of Certainty: Time, Chaos, and the New Laws of Nature. Free Press, 1996.
- Pyatin V. F. Es'kov V. V. Can homeostasis be static?, Uspehi kibernetiki. 2021. No. 2 (1). P. 41–49. DOI: 10.51790/2712-9942-2021-2-1-3
- Rozenberg G. S. Commentary by the translator of the article by Warren Weaver, Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii. 2019. No. 28 (1). P. 178–184. DOI: 10.24411/2073-1035-2019-10199
- Schluter M., Haider L. J., Lade S. J., Lindkvist E., Martin R., Orach K., Wijermans N. and Folke C. Capturing emergent phenomena in social-ecological systems: an analytical framework, Ecology and Society. 2019. Vol. 24 (3). P. 11. DOI: 10.5751/ES-11012-240311
- Weaver. Science and Complexity, American Scientist. 1948. Vol. 36. P. 536–544.
- Zaslavskiy B. G. Filatov M. A. Es'kov V. V. Manina E. A. The problem of nonstationarity in physics and biophysics, Uspehi kibernetiki. 2020. No. 1 (2). P. 61–67. DOI: 10.51790/2712-9942-2020-1-2-7
- Zimin M. I. Pyatin V. F. Filatov M. A. Shakirova L. S. What do L. A. Zadeh's fuzziness and W. Weaver's complexity have in common in cybernetics?, Uspehi kibernetiki. 2022. No. 3 (3). P. 102–112. DOI: 10.51790/2712-9942-2022-3-3-11



ПАМЯТИ ВЛАДИМИРА КИРИЛЛОВИЧА ШИТИКОВА (10.08.1946 – 19.12.2023)



Время неумолимо. Вот уже почти год, как нет с нами нашего друга и коллеги. Мы знали его как активного, оптимистичного, высокоинтеллектуального, чуткого человека с большим сердцем и доброй душой.

19 декабря 2023 г. скоропостижно скончался Владимир Кириллович Шитиков, старший научный сотрудник Института экологии Волжского бассейна РАН (1987–2012), доктор биологических наук, кандидат технических наук, лауреат премии Правительства Российской Федерации в области науки и техники (2010), член редколлегии журнала «Принципы экологии» и ряда других журналов.

Владимир Кириллович Шитиков родился 10 августа 1946 г. в г. Кедайнэ (Литва). Отец – Кирилл Филиппович, офицер, мать – Елена Александровна, партийный работник. В начале 1950-х гг., после выхода отца в отставку по выслуге лет, семья переехала в г. Кострому. В этом городе и прошли школьные годы Владимира Кирилловича: в 1964 г. он окончил школу и поступил в Ивановский химико-технологический институт. После окончания в 1969 г. института по специальности «химическая технология органических красителей и промежуточных продуктов» был направлен на работу в Научно-исследовательский институт органических полупродуктов и

красителей (НИОПИК; Московская область, г. Долгопрудный). Уже через год работы в НИОПИК он был назначен старшим научным сотрудником и возглавил группу сотрудников лаборатории математической обработки данных.

11 ноября 1980 г. В. К. Шитикову была присуждена ученая степень кандидата технических наук (защита диссертации «Метод анализа и синтеза многоассортиментных химико-технологических систем на основе автоматизированной переработки инженерной информации» в Московском химико-технологическом институте имени Д. И. Менделеева). В 1986 г. после переезда в г. Тольятти начал работу в Институте экологии Волжского бассейна (ИЭВБ) АН СССР.

Как он сам писал о себе (см. авторские блоги «Экология с R» [https://stok1946.blogspot.com/p/blog-page_15.html], «Эко-Стат» или «Jahrbuch für EcoAnalytic und EcoPatologic» [<http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiril/default.htm>]), «палитра моих ветреных взаимоотношений с наукой включает "четыре цвета времени"»:

- химический, закончившийся, как уже было сказано, в 1980 г. защитой диссертации на кафедре кибернетики МХТИ на тему оптимизации технологии химического производства и АСУ;

- токсикологический, связанный с разработкой программ прогнозирования математической зависимости между химическим строением веществ и параметрами их токсичности и закончившийся в 1987 г. вручением серебряной медали ВДНХ;

- экологический (в большей степени – гидробиологический), наиболее продуктивный в научном плане. Его исследования в этот период были посвящены разработке баз данных и математических моделей водных и наземных экосистем, что привело к защите докторской диссертации в ИЭВБ РАН («Интеллектуальные технологии структурного анализа экологических систем», 2006 г.) и получению премии Правительства РФ (в коллективе авторов за работу «Разработка научных основ и внедрение комплекса методов биомониторинга для устойчивого эколого-экономического развития территорий Волжского бассейна», 2010 г.);

- статистический с использованием R – язык и программное обеспечение статистической системы анализа; подробнее см. ав-

торский блог «Экология с R», на котором он сконцентрировал книги по работе в статистической среде R и обработке данных с ее использованием, написанные как им самим, так и ведущими отечественными и зарубежными авторами (некоторые переведены им), а также общепризнанные монографии по статистическому анализу; просмотров этой страницы – более 29.5 тыс.

Владимир Кириллович всегда был нацелен на решение самых современных проблем экологии: он с радостью брался за использование в экологических исследованиях таких методов, как нейронные сети, алгоритмы метода группового учета аргументов, многослойные перцептроны, распознавание образов; он активно обсуждал и моделировал такие новые веяния в теоретической экологии, как «темное» и «серое» биоразнообразие, сукцессии речных гидроэкосистем, интеллектуальные биоиндикационные системы и пр.

В. К. Шитиков был членом нашей редакции, автором ряда оригинальных работ [1–4], очень внимательным и тактичным рецензентом.

Это тяжелая утрата для всей российской науки. В нашей памяти навсегда останутся теплые, светлые воспоминания о коллеге и добром друге Владимире Кирилловиче Шитикове.

1. Шитиков В. К., Зинченко Т. Д. Изменение индексов таксономического разнообразия сообществ макрозообентоса по продольному градиенту рек // Принципы экологии. 2013. № 2 (6). С. 46–56 (просмотров: 11888; скачиваний: 1948).
2. Шитиков В. К., Зинченко Т. Д. Использование чисел Хилла для оценки видового и таксономического разнообразия в группах местообитаний // Принципы экологии. 2013. № 3 (7). С. 23–36 (12531; 2014).
3. Головатюк Л. В., Зинченко Т. Д., Шитиков В. К. Географические аспекты пространственного распределения биоразнообразия донных сообществ Среднего и Нижнего Поволжья // Принципы экологии. 2021. № 2. С. 38–53.
4. Шитиков В. К., Зинченко Т. Д., Головатюк Л. В. Оценка критических уровней загрязнения водных объектов на основе статистического распределения встречаемости видов макрозообентоса // Принципы экологии. 2022. № 3 (45). С. 70–77.

Т. Д. Зинченко, Г. Р. Розенберг, А. В. Коросов и редколлегия журнала «Принципы экологии»

**IN MEMORY OF VLADIMIR KIRILLOVICH
SHITIKOV (10.08.1946 – 19.12.2023)**